Série A, N° 2229
N° d'ordre :
3100

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

PIERRE CAZAL

1re THÈSE. — LES GLANDES ENDOCRINES RÉTRO-CÉRÉBRALES DES INSECTES.

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 mars 1947, devant la Commission d'examen.

MM. P. GRASSÉ..... *Président.*
P. DRACH ..... } *Examinateurs.*
A. THOMAS ..... }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail
—
1948

FACULTÉ DES SCIENCES

Nom du Candidat : **CAZAL.**
Prénom : **Pierre.**

Date de la soutenance : 12 Mars 1947.
Numéro d'ordre : 3100.

CAZAL (Pierre). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. — *Paris*, Ed. du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1948. In-8°, 227 p., 186 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Série A, 2229. N° 3100.

CAZAL (Pierre). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. — *Paris*, Ed. du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1948. In-8°, 227 p., 186 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Série A, 2229. N° 3100.

CAZAL (Pierre). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. — *Paris*, Ed. du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1948. In-8°, 227 p., 186 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Série A, 2229. N° 3100.

CAZAL (Pierre). — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes. — *Paris*, Ed. du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique, 1948. In-8°, 227 p., 186 fig.

Th. Sc. Nat. Paris, 1948. Série A, 2229. N° 3100.

Série A, N° 2229
N° d'ordre :
3100

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Pierre CAZAL

1re THÈSE. — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 12 mars 1947, devant la Commission d'examen.

MM. P. GRASSÉ..... *Président.*
P. DRACH ..... } *Examinateurs.*
A. THOMAS ..... }

PARIS
Editions du Bulletin Biologique de la France et de la Belgique
105, Boulevard Raspail
—
1948

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen..... M. J. CABANNES.

PROFESSEURS

L. BLARINGHEM ..	† Botanique.
G. JULIA	† Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
C. MAUGUIN	† Minéralogie.
A. DENJOY	† Théorie des fonctions.
L. LUTAUD	† Géographie physique et Géologie dynamique.
E. DARMOIS	† Enseignement de Physique.
Robert LÉVY	† Physiologie comparée.
Henri VILLAT.....	† Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB	† Géologie.
P. PASCAL.....	† Chimie générale.
M. FRÉCHET.....	† Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Mme RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
H. BÉGHIN.....	† Mécanique physique et expérimentale.
FOCH	† Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER.....	† Electrotechnique générale.
DE BROGLIE.....	† Théories physiques.
JOB	† Chimie générale.
PRENANT	† Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY	† Mécanique appliquée.
COMBES.....	† Physiologie végétale.
GARNIER.....	† Géométrie supérieure.
PÉRÈS	† Mécanique rationnelle.
HACKSPILL	† Chimie minérale.
LAUGIER.....	† Physiologie générale.
TOUSSAINT.....	† Technique aéronautique.
M. CURIE.....	† Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD	† Hautes températures.
CHAZY	† Mécanique analytique.
GAULT...	† Chimie appliquée.
CROZE	† Physique théorique et Physique céleste.
DUPONT.....	† Théories chimiques.
LANQUINE.....	† Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON	† Calcul différentiel et calcul intégral.
BARRABÉ	Géologie structurale et Géologie appliquée.
VAVON.....	† Analyse et mesures chimiques.
G. DARMOIS	† Mathématiques générales.
CHATTON	† Biologie maritime.
AUBEL	† Chimie biologique.
Jacques BOURCART.	Géographie physique et Géologie dynamique.
Mme JOLIOT-CURIE.	† Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL.....	† Botanique.
CABANNES.....	† Recherches physiques.
GRASSÉ.....	† Zoologie (Évolution des êtres organisés).
PRÉVOST.....	Chimie organique.
BOULIGAND.....	† Application de l'analyse à la Géométrie.
CHAUDRON.....	† Chimie.
WYART.....	Minéralogie.
TEISSIER.....	† Zoologie.
MANGENOT.....	† Biologie végétale.
P. AUGER.....	† Physique quantique et relativité.
MONNIER	Physiologie générale.
PIVETEAU.....	Géologie.
ROCARD.....	† Physique.
H. CARTAN.....	Calcul différentiel.
SCHAEFFER.....	† Physiologie des fonctions.
LAFFITTE.....	Chimie (P. C. B.).
LERAY	Mécanique théorique des fluides.
FAVART.....	Calcul des Probabilités et Physique-Mathématique.
COULOMB	† Physique du Globe.
Mlle COUSIN	Biologie animale (P.C.B.).
CHRÉTIEN.....	Analyse et mésures chimiques.
DRACH	Évolution des êtres organisés.
CHATELET	† Arithmétique et théorie des nombres.
EPHRUSSI.....	† Génétique.
WURMSER	† Biologie physico-chimique.
KASTLER	Physique.
BAUER.....	† Chimie-physique.
RIVIÈRE.....	Géologie (P. C. B.).
GAUTHERET.....	Biologie végétale (P. C. B.)
LUCAS.....	Physique.
MAX MORAND	Physique.
ARNULF.....	Optique appliquée.
A. THOMAS.....	Zoologie.
SOLEILLET.....	Physique.
FORTER	Mécanique expérimentale des fluides.
DANJON.....	Astronomie.
FROMAGEOT.....	Chimie biologique.
LAPORTE.....	Physique générale et Radio-activité.

Secrétaire..... CH. MONIER.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

P. CAZAL
Professeur agrégé à la Faculté de Médecine
de Montpellier

LES GLANDES ENDOCRINES RÉTRO-CÉRÉBRALES DES INSECTES

(Étude morphologique)

(avec 186 figures)

PLAN DU MÉMOIRE (1)

Pages

AVANT-PROPOS 2

I. — HISTORIQUE 4

1. Découverte anatomique. — 2. Identification histologique. — 3. Identification physiologique.

II. — GÉNÉRALITÉS 8

1. Nomenclature. — 2. Aspect général. — 3. Les grands types morphologiques. — 4. Matériel. — 5. Techniques. — 6. Illustration.

III. — PALÉOPTÈRES 19

1. Éphémères. — 2. Odonates.

IV. — BLATTOPTÉROIDES 30

1. Blattes. — 2. Mantes. — 3. Isoptères. — 4. Embioptères.

V. — ORTHOPTÉROIDES ET DERMAPTÉROIDES 45

1. Plécoptères. — 2. Phasmes. — 3. Orthoptères. — 4. Dermaptères.

VI. — PSOCOPTÉROIDES ET THYSANOPTÉROIDES 64

1. Psoques. — 2. Mallophages. — 3. Anoploures. — 4. Thysanoptères.

VII. — HÉMIPTÉROIDES 77

1. Cryptocérates. — 2. Gymnocérates. — 3. *Cicadidæ*. — 4. Cicadelles. — 5. Pucerons. — 6. Psylles. — 7. Cochenilles.

VIII. — COLÉOPTÉROIDES, NÉVROPTÉROIDES ET TRICHOPTÉROIDES 106

1. Coléoptères. — 2. Mégaloptères. — 3. Planipennes. — 4. Trichoptères. — 5. Lépidoptères.

(1) Mémoire terminé en février 1947.
P. Cazal.

Pages

IX. — MÉCOPTÉROIDES 129

1. Mécoptères. — 2. Aphaniptères. — 3. Diptères. — 4. Hyménoptères.

X. — ÉTUDE SYNTHÉTIQUE CHEZ LES PTÉRYGOTES 162

1. Système stomatogastrique. — 2. Nerfs paracardiaques. — 3. Corps paracardiaques. — 4. Nerfs et corps allates. — 5. Nerfs collatéraux. — 6. Cellules péricardiales. — 7. Application à la systématique des Insectes.

XI. — CYTOLOGIE ET HISTOPHYSIOLOGIE 173

1. Neuricrinie et neuro-sécrétion. — 2. Cytologie et signification des corps paracardiaques. — 3. Cytologie et signification des corps allates. — 4. Les nerfs paracardiaques. — 5. Processus généraux de la sécrétion. — 6. Différences histologiques selon l'âge, le sexe ou la caste.

XII. — LES ORIGINES : GLANDES RÉTROCÉRÉBRALES DES APTÉRYGOTES 188

1. Diploures. — 2. Thysanoures ectotrophes : *Lepismatidæ*. — 3. Thysanoures ectotrophes : *Machilidæ*. — 4. Collemboles. — 5. Vue d'ensemble chez les Aptérygotes.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS. RÉSUMÉ 212

1. Faits nouveaux apportés par ce travail. — 2. Nature et signification des glandes rétrocérébrales. — 3. Variations morphologiques et phylogénèse. — 4. Les points qui demeurent à préciser.

AVANT-PROPOS

L'origine de ce travail est une longue suite de hasards et de circonstances. Venant, en 1942, de terminer ma thèse de doctorat en médecine sur le système réticulo-histiocytaire et les réticulopathies, j'ai voulu entreprendre, pour satisfaire un ancien penchant zoologique, une étude analogue chez les Invertébrés ou plutôt chez un groupe encore à préciser d'Invertébrés. Ayant rencontré au Laboratoire Arago le docteur D. Bogoraze qui s'intéressait au même sujet, nous entreprîmes tous les deux de rechercher la microglie chez les Céphalopodes : nous ne l'avons pas trouvée, mais nous avons dû cependant étudier toute l'histologie nerveuse de ces animaux. Le hasard nous fit rencontrer deux glandes particulières qui s'avérèrent d'ordre neuro-sécréteur. La neuro-sécrétion était un sujet qui m'intéressait depuis longtemps chez les Vertébrés : sans l'avoir moi-même travaillé, j'avais suivi de près son évolution. Aussi nous étudiâmes de façon plus poussée ces glandes.

Cependant, les événements de 1943 rendaient difficile, bientôt impossible, l'accès des laboratoires maritimes et la récolte de matériel marin. Voulant néanmoins continuer mes recherches, je me rabattis sur un matériel terrestre. Ce matériel était tout indiqué par la richesse entomologique de notre Midi et par une série de travaux qui avaient déjà été effectués chez les Insectes. J'entrepris, dès la fin de 1943, l'étude des Orthoptères, avec la

précieuse collaboration de mon ami le docteur Y. Guerrier. Je décidai bientôt de généraliser cette étude à tous les Insectes, et d'en faire l'objet de ma thèse de Doctorat ès Sciences.

Ce travail s'est poursuivi de 1943 à la fin de 1946, au laboratoire de Pathologie générale de la Faculté de médecine de Montpellier. Le professeur P. Pagès, qui le dirige et qui m'y a admis depuis longtemps, envisage en effet d'une façon très large cette discipline : loin de la considérer comme une branche particulière de la Médecine, il la conçoit comme toute la Biologie humaine, comme toute la Biologie. Un tel travail n'a donc pas détoné dans ce laboratoire, malgré son apparence strictement zoologique. Grâce à la bienveillance sans cesse renouvelée de M. le professeur Pagès, j'y ai trouvé l'appui moral et les moyens matériels qui m'étaient nécessaires.

Mes recherches ont été également poursuivies au laboratoire Arago qui redevint abordable après la libération, et où avait bien voulu m'accueillir depuis longtemps M. le professeur Chatton, maître regretté qui n'a cessé de m'encourager dans la poursuite de recherches zoologiques, depuis le temps où je suivais avec un intérêt toujours accru son enseignement cytologique et protistologique. Son influence fut grande dans mon orientation générale ; c'est lui qui me montra l'attrait et la portée d'une morphologie bien comprise, d'une morphologie vraiment biologique, qui demeure, malgré tous les assauts qu'elle a subi, la pierre fondamentale de toute la science de la Vie.

Cette étude a été suivie pas à pas par Mlle le professeur O. Tuzet, qui a bien voulu me faire profiter de sa vaste érudition cytologique et qui n'a pas craint d'examiner minutieusement ce travail, malgré tout éloigné du sujet de ses études habituelles. Qu'elle me permette de lui en exprimer toute ma gratitude.

Mes premiers séjours au Laboratoire Arago se sont passés sous la direction de M. le professeur O. Duboscq. Je n'étais alors qu'un tout jeune biologiste, mais je comprenais cependant de quel honneur sa bienveillance me comblait, et c'est avec émotion que je salue ici sa mémoire.

Plus récemment, M. le professeur Grasse a bien voulu s'intéresser à ces travaux, me donner de judicieux conseils et m'aider à obtenir les secours matériels nécessaires à leur poursuite. A lui également vont ma reconnaissance et mes remerciements.

Je n'aurais garde d'oublier mes Maîtres de la Faculté de médecine : M. le doyen G. Giraud que j'ai l'honneur d'approcher quotidiennement à l'hôpital en qualité de chef de clinique et qui n'a cessé de me prodiguer un intérêt actif, MM. les professeurs Baumel et Puech qui m'ont accueilli dans leurs laboratoires, M. le professeur Harant qui fut mon premier maître en Zoologie.

Une partie des dessins de ce travail a été exécutée par une collaboratrice fidèle, ma femme, dans une période où, étant moi-même absorbé par d'autres travaux, je n'aurais pu en venir à bout. Il faut évaluer à sa juste valeur le sacrifice d'un temps qui aurait dû être consacré à son repos, chose infiniment utile pour une mère de famille surmenée.

J'ai trouvé au Laboratoire de Pathologie générale un collaborateur extrêmement précieux, dont le dévouement n'a d'égal que l'habileté, en la per-

sonne de M. A. Roure, préparateur technique. Sans son aide, un tel travail — qui nécessite de longues et multiples coupes sériées — ne m'aurait pas été possible.

Je dois enfin remercier les auteurs — faisant partie de la grande famille mondiale de ceux qui s'intéressent aux glandes endocrines céphaliques des Insectes — qui ont bien voulu m'adresser leurs publications et me tenir ainsi au courant de leurs travaux récents, et cela souvent malgré une correspondance malaisée : M. le professeur B. Hanström, de Lund, sans nul doute celui qui connaît le mieux cette question, M. le professeur et Mme M. Thomsen, de Copenhague, Mlle M. Vogt, de Neustadt, et mon collègue français P. Joly, chef de travaux à la Sorbonne.

Ce travail a été présenté le 12 mars 1947 à la Sorbonne comme sujet de thèse de Doctorat. Sous la présidence de M. le Professeur Grassé, il a été jugé par MM. les Professeurs Drach et Thomas qui ont bien voulu s'y intéresser. Ils m'ont fait profiter de leur expérience et de leurs connaissances par diverses critiques qui ont nécessité quelques remaniements, si bien que le mémoire imprimé diffère par quelques points de la présentation initiale.

CHAPITRE PREMIER

HISTORIQUE

Les glandes rétrocérébrales ont été confondues pendant longtemps avec des formations sympathiques de la région céphalique. Ce n'est que tout récemment que leur nature exacte a pu être précisée. A l'heure actuelle cependant leur signification endocrine est admise par tous les auteurs ; elle est prouvée par des arguments histologiques et des arguments physiologiques. Ainsi leur histoire se divise nettement en trois phases, qui chevauchent d'ailleurs les unes sur les autres : découverte anatomique, identification histologique, identification physiologique.

1. Découverte anatomique.

Les recherches sur le système nerveux des Insectes et sur leurs formations sympathiques, ont abouti rapidement à la description de deux paires de ganglions situés en arrière de cérébroïdes, de part et d'autre du pharynx. Entrevus déjà et décrits sous le nom de « petits ganglions de la tête », par Lyonet en 1762 chez la chenille de *Cossus ligniperda*, ils ont été nettement décrits en 1828 simultanément par Strauss-Durckheim chez *Melolontha* et surtout par Müller chez *Periplaneta*. Ce dernier remarque qu'il s'agit de formations paires alors que les autres portions du stomatogastrique sont impaires. Brandt, en 1831, entreprit la description systématique des éléments nerveux viscéraux chez les Insectes. Il oppose nettement un *système sympathique impair*, ou *stomatogastrique*, comprenant les ganglions frontal, hypocérébral et ventriculaire, et un *système pair*, comprenant les for-

mations décrites par Müller. Il étudie ces systèmes chez divers Insectes (Orthoptères, Coléoptères, Hyménoptères et Lépidoptères).

Pour Blanchard, qui en reprend l'étude en 1846, les éléments sympathiques de la tête se divisent en trois groupes : 1) une partie impaire innervant le tractus digestif [ganglions frontal, œsophagien (= hypocérébral) et intestinal (= ventriculaire), reliés par le nerf récurrent], 2) la première paire de ganglions qui innerve le vaisseau dorsal (ganglions angéiens), 3) la seconde paire innervant les trachées (ganglions trachéens).

Par la suite, divers auteurs reprennent ces recherches dans les différents groupes d'Insectes. Ils admettent en général l'interprétation de Brandt et parlent de « sympathique pair » (Köstler 1883, Hofer 1887, Pawlowa 1895, Bordas 1900). Ces formations sont désignées sous les différents noms de *ganglia cardiaca* ou *pharyngea*, de ganglions pharyngiens antérieurs et postérieurs, de ganglions angéiens et trachéens. Aucune terminologie précise n'est encore adoptée.

Heymons (1895-1897) en étudie l'histogénèse chez les Orthoptères, et principalement les Phasmes. Il reconnait l'origine particulière de la deuxième paire qui prend naissance par invagination ectodermique à la base des maxilles. Les ébauches ainsi formées subissent une translation de la partie ventrale vers la partie dorsale, de part et d'autre du pharynx. En raison de ce déplacement embryologique, il les nomme *ganglia allata*, tout en conservant pour la première paire la dénomination de *ganglia pharyngea*.

2. Identification histologique.

La nature non nerveuse de ces formations a été reconnue en deux temps : d'abord pour la seconde paire, ensuite pour la première.

A. Déjà en 1861, Meinert avait décrit chez une fourmi la seconde paire sous le nom de *corpora incerta*, en raison de la difficulté de leur identification. Forel (1874) les retrouve également chez les fourmis *Lasius flavus* et *Formica rufibarbis* et demeure perplexe sur leur nature. De même Carrière et Burger (1898), qui les étudient chez *Chalicodoma*, émettent des doutes sur leur nature nerveuse et confirment les travaux embryologiques de Heymons.

Mais c'est à Heymons que revient le mérite d'avoir nettement élucidé la structure de la deuxième paire. En 1897 et 1899 il reconnaît qu'elle est très particulière, certainement pas nerveuse ; ce sont des formations vésiculaires limitées par un épithélium (ses recherches ont porté sur les Phasmes, seul exemple de cette constitution vésiculaire). Il change alors leur dénomination et parle de *corpora allata*, terme qui est demeuré depuis en usage. Il reconnaît également leur existence dans différents groupes d'Insectes (Hémiptères, Lépidoptères).

En 1899, Janet décrit l'anatomie céphalique et les *corpora allata* chez la fourmi *Myrmica rubra*, en reprenant la terminologie de Heymons.

Il faut en arriver à 1913 pour trouver un travail d'ensemble sur les *corpora allata*, celui de Nabert. Ce beau mémoire, de près de 200 pages, contient la description des *corpora allata* chez de nombreux Insectes, et

représente un travail de base auquel on doit constamment se référer. Les recherches de l'auteur ont porté principalement sur les Orthoptères (phasmes, forficules, blattes, *Stenobothrus* et *Gryllus*), les Coléoptères (*Rhagonycha, Lampyris, Tenebrio, Agelastica*), les Hyménoptères (*Lasius, Vespa, Chalicodoma, Bombus, Apis, Typhlocyba*) et les Lépidoptères (*Zygaena, Pieris, Vanessa*). Il décrit en outre ces formations très rapidement chez *Perla, Tipula*, les signale chez *Cloëon* et *Chrysopa*, et observe chez le Collembole *Tomocerus* une formation énigmatique qu'il interprète comme un *corpus allatum*. L'opinion générale de Nabert est qu'il s'agit d'organes endocrines.

Ces descriptions sont reprises et complétées par de nombreux auteurs : Nelson (1915) chez l'abeille, Ito (1918) chez *Bombyx*, etc... Citons plus particulièrement les importants travaux de de Lerma (1932-1937), chez les Orthoptères, les Coléoptères et les Hyménoptères, de Pflugfelder (1936-1937) chez les Hémiptères et les Phasmes, et de Hanström (1940-1942). Tous confirment l'interprétation endocrine de Nabert.

B. La première paire de « ganglions sympathiques » n'a été identifiée que beaucoup plus tard. D'ailleurs, en raison de sa structure extrêmement complexe, bien des points sont encore dans l'ombre. De Sinety (1899-1901), qui les a étudiés chez les Phasmes, émit le premier des doutes sur leur nature ganglionnaire; ils auraient pour lui une fonction mécanique en rapport avec le vaisseau dorsal. Police (1910) publie un mémoire important sur le sympathique de divers Orthoptères, et principalement des Phasmes. Tout en concluant à la nature nerveuse des « ganglions pairs antérieurs », il note cependant quelques discordances : « Mentre in generale nei gangli nervosi gli elementi cellulari si trovano in gruppi abbastanza determinati e regolarmente disposti rispetto alla sostanza fibrillare, nei gangli pari anteriori le cellule sono dispote in gruppi indeterminati e senza ordine, irregolarmente sparse qua e là nella massa di sostanza fibrillare ». Cette différence entre les ganglions nerveux et ces organes est en effet très nette.

Cependant leur signification nerveuse est toujours admise par les auteurs successifs (Kloska 1924, Giersberg 1928, etc...) qui les nomment ganglions aortiques, suprapharyngiens, occipitaux, etc...

C'est de Lerma (1933-1937) qui soulève pour la première fois l'hypothèse d'une sécrétion endocrine et, abandonnant alors le terme de « ganglions » pharyngiens, parle de corps pharyngiens (« corpi faringei »). Cette interprétation est basée sur la position anatomique de ces organes, en relations intimes avec le vaisseau dorsal, sur leur structure interne, et sur la présence en eux de gouttes de sécrétion dont il voit parfois le passage dans le vaisseau dorsal. Ses recherches ont porté principalement sur les Orthoptères, mais aussi sur les Coléoptères et les Hyménoptères.

Pflugfelder décrit ces mêmes organes en 1936 chez quelques Hémiptères et en 1937 chez le Phasme *Dixippus morosus*. Son travail de 1937 est particulièrement complet. Il adopte la dénomination de « *corpora cardiaca* », en décrit la structure et l'embryologie. Ils sont constitués par des cellules pseudopodiques très osmiophiles dont les nombreux prolongements s'intriquent dans la masse de l'organe; ces cellules osmiophiles

seraient les éléments secréteurs, et leurs prolongements correspondraient aux gouttes de sécrétion décrites par DE LERMA. C'est dans ce travail de PFLUGFELDER que se trouve la première description correcte, et la seule jusqu'à présent, des *corpora cardiaca*.

HANSTRÖM (1940-1942) en reprend l'étude systématique tout en conservant la dénomination de PFLUGFELDER, chez la plupart des ordres d'Insectes, principalement les groupes inférieurs (1940). Il en décrit minutieusement les nerfs et la structure, mais s'attache moins à la cytologie ; il n'emploie pas en effet les fixateurs osmiés qui montrent seuls nettement les cellules pseudopodiques de PFLUGFELDER. Par contre il tente des homologations hardies et pleines d'intérêt en soulignant les rapports de ces glandes avec les « organes frontaux » des Aptérygotes et même des Crustacés. Nous reviendrons plus loin sur ces points.

Grâce à ces deux derniers auteurs, les corps pharyngiens ou *corpora cardiaca* nous apparaissent avec leur signification véritable d'*organes neuro-secréteurs*.

3. Identification physiologique.

Si la structure de ces formations faisait envisager une interprétation endocrinienne, il manquait cependant la consécration expérimentale de cette notion.

WIGGLESWORTH (1933 à 1939), expérimentant sur la réduve *Rhodnius prolixus*, fut le premier à prouver irréfutablement une action hormonale, par des expériences de décapitation, de parabiose et de greffe. Il met en évidence une action stimulant la mue, une action inhibant l'apparition des caractères adultes, enfin une action sur la maturation des œufs.

BOUNHIOL, de 1936 à 1938, étudie l'action des *corpora allata* sur la métamorphose des chenilles de *Bombyx mori*, par des expériences d'ablation et de transplantation et conclut à une action inhibant la métamorphose.

WEED-PFEIFFER (1936-1939) expérimentant sur la sauterelle *Melanoplus*, a montré le rôle des *corpora allata* dans la maturation des œufs : les œufs se développent indépendamment de ces glandes jusqu'à un certain stade à partir duquel leur sécrétion devient indispensable. Les *corpora allata* auraient aussi une action directe sur la sécrétion des oviductes, action qui se manifesterait même après ablation des ovaires.

Les belles recherches de PFLUGFELDER chez les Phasmes (1937-1940) ont mis en évidence une stimulation de la mue qui disparaît après ablation des *corpora allata* ou *cardiaca*. Divers troubles se produisent chez les jeunes phasmés après ablation des *corpora allata* : dégénérescence kystique du tissu adipeux et du système nerveux, dégénérescences musculaires, altérations des tubes de Malpighi, et surtout hyperplasies tissulaires aboutissant même à la production de nodules tumoraux que l'auteur compare à des sarcomes fuso-cellulaires.

HADORN et NEEL (1937-1938) font, chez les larves de Drosophile, des implantations de glande annulaire (qui contient le corps allate) et obser-

vent une accélération de la pupaison. E. Thomsen (1940) observe une action du *corpus allatum* sur les ovaires des mouches adultes.

Dans une belle série de travaux (1940-1944), Marguerite Vogt étudie le rôle physiologique de la glande annulaire chez les Drosophiles. A cette occasion, elle décrit d'ailleurs les trois constituants de cette glande : corps allate, corps paracardiaque et cellules péricardiales. Par des expériences très précises de transplantation, elle en démontre les deux principaux effets : accélération de la métamorphose chez la larve et la pupe, action gonadotrope favorisant la maturation des œufs chez l'adulte. Il s'agit cependant d'effets globaux de la glande annulaire et non de chacun de ses différents constituants.

Piepho (1939-1942) met en évidence un ralentissement de la pupaison provoqué par les *corpora allata* chez *Galleria*.

Une autre série d'expériences a été faite indépendamment par Hanström (1940), par Brown et Meglitsch (1940) et par M. Thomsen (1943) pour mettre en évidence une action chromatophorique : des extraits de glandes isolées ou de têtes d'Insectes sont injectés à des animaux-tests (crevettes principalement) et provoquent des modifications de coloration. Ce sont les extraits de *corpora cardiaca* qui paraissent actifs.

Plus récemment Joly (1945) a étudié par des expériences d'ablation et de greffe l'action des *corpora allata* sur le fonctionnement ovarien des Dyptiques. Il a montré l'existence d'un cycle ovarien de 12 jours environ, entièrement sous la dépendance d'une sécrétion des *corpora allata*. Cette hormone provoque une croissance des ovocytes qui l'emporte sur les phénomènes de régression spontanée.

Enfin Scharrer a repris, en 1946, l'étude de l'action des *corpora allata* chez la Blatte *Leucophæa maderæ*.

Voilà donc une série de travaux montrant indiscutablement le rôle endocrine des glandes rétrocérébrales chez les Insectes. Leur individualité et leur signification ne prêtent plus à discussion, bien que les résultats obtenus par différents auteurs chez des espèces différentes soient souvent contradictoires. L'heure est donc venue d'en faire une étude morphologique d'ensemble dans tous les groupes d'Insectes.

CHAPITRE II

GÉNÉRALITÉS

1. Nomenclature.

Une étude détaillée des glandes céphaliques des Insectes nécessite une nomenclature précise et commode. Or bien des termes actuels prêtent à confusion. Prenons par exemple les « corpi faringei » de de Lerma, ou « *corpora cardiaca* » de Pflugfelder. Le second terme est exact chez la plupart des Insectes, ces formations entourant le vaisseau dorsal ; mais

chez certains groupes (Aptérygotes, Trichoptères, Lépidoptères, etc...) elle n'ont aucun rapport avec ce dernier. Par ailleurs leurs nerfs sont mal désignés : « nerfs des corps pharyngiens », « *nervi corporis cardiaci* ». Joly, qui a fait récemment un effort pour préciser cette nomenclature, parle de « *nerfs cérébro-cardiaques* » terme qui, remarquons-le, devrait désigner les nerfs du cœur et non ceux des *corpora cardiaca*.

Bien que répugnant à introduire toute dénomination nouvelle, j'ai proposé pour les corps pharyngiens ou *corpora cardiaca* le terme de « *corps paracardiaques* », (*corpora paracardiaca*) ce qui permet de désigner simplement leurs nerfs « *nerfs paracardiaques* ». La modification terminologique est minime. On pourra parler de cellules paracardiaques ou allates pour désigner les éléments nobles des corps paracardiaques ou allates.

Ma nomenclature est donc la suivante :

— *Corpora paracardiaca* ou corps paracardiaques = corps ou ganglions pharyngiens, ganglions angéiens, corps aortiques, *corpora cardiaca*.

— *Nervi paracardiaci* ou nerfs paracardiaques = nerfs des corps pharyngiens, *nervi corporis cardiaci*, nerfs cérébro-cardiaques.

— *Corpora allata* ou corps allates.

— *Nervi allati* ou nerfs allates = nerfs des *corpora allata*, *nervi corporis allati*, nerfs allato-cardiaques.

Le terme de glandes rétro-cérébrales servira à désigner l'ensemble des corps paracardiaques et allates, et celui de complexe rétro-cérébral sera utilisé pour l'ensemble des glandes rétro-cérébrales, de leurs nerfs et du ganglion hypocérébral qui est souvent en relations intimes avec elles.

2. Aspect général.

La figure 1 représente un schéma tout à fait théorique des formations endocrino-sympathiques de la tête d'un Insecte. Les organes ont été différenciés au maximum les uns des autres afin de rendre plus facile la compréhension de leur disposition.

Du fait des relations intimes du sympathique et des glandes endocrines, ces deux systèmes doivent être décrits simultanément.

1° *Système sympathique céphalique (stomatogastrique).* — En avant du cerveau, et relié à lui par les *connectifs labro-frontaux* issus du tritocerebrum, se trouve le *ganglion frontal*, formation sympathique la plus constante dans les différents groupes. Il est de forme triangulaire, la base en avant, les sommets latéraux correspondant aux connectifs labro-frontaux. Il repose sur la face antéro-supérieure du pharynx. Son sommet postérieur se continue par le *nerf récurrent*. Dans certains groupes primitifs le ganglion frontal est relié directement au protocerebrum par un nerf impair, le *nervus connectivus*, décrit par Baldus (1924).

Le nerf récurrent longe la paroi supérieure du pharynx en passant sous le cerveau. En arrière du cerveau, lieu où l'aorte prend naissance, il est situé entre celle-ci et le pharynx.

Après un certain trajet, le nerf récurrent se renfle pour former un ganglion ovoïde, le *ganglion hypocérébral* qui se continue le long de l'œso-

phage par un *nerf œsophagien* médian, ou deux nerfs œsophagiens latéraux. A l'extrémité du ou des nerfs œsophagiens, immédiatement en avant de l'estomac, donc dans le thorax, se trouvent le ou les *ganglions ventriculaires* ou *gastriques*.

Tous ces ganglions possèdent une structure nerveuse incontestable : volumineuses cellules nerveuses ganglionnaires à la périphérie, neuropile au centre.

2° *Système neuro-endocrinien céphalique.* — En arrière du cerveau, de part et d'autre de l'aorte, se trouvent deux paires d'organes, les antérieurs sont les *corps paracardiaques*, les postérieurs les *corps allates*.

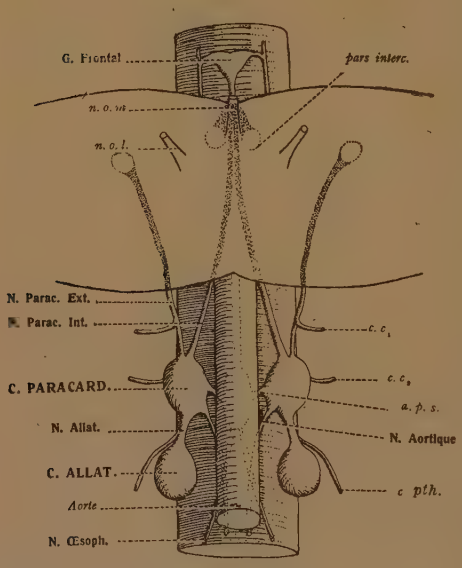


Fig. 1. — Schéma synthétique des formations sympathico-endocriniennes céphaliques d'un Insecte (type latéralisé). Les trajets intracérébraux des nerfs paracardiaques sont représentés en pointillé. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *c. c.*$_1$ et *c. c* $_2$: collatérales céphaliques ; *c. pth.* : collatérale prothoracique ; *n. o. l.* et *n. o. m.* : nerf des ocelles latéraux et médian. Le ganglion hypocérébral est représenté en pointillé sous le vaisseau dorsal.

Les corps paracardiaques sont réunis à la face postérieure du cerveau par deux paires de *nerfs paracardiaques*, une externe, l'autre interne. Le *nerf paracardiaque interne* part du pôle antérieur du corps paracardiaque et pénètre dans le cerveau par sa face postéro-inférieure, très près du plan médian. Là, tout en restant très près du plan médian, les deux nerfs demeurant donc très près l'un de l'autre, ils suivent la face inférieure du cerveau, puis la face antérieure où ils s'entrecroisent et se terminent dans la partie antérieure de la face supérieure, entre les deux lobes cérébraux (*pars intercerebralis*). C'est dans cette région du protocerebrum que se trouvent les neurones qui donnent naissance à ces nerfs.

Les *nerfs paracardiaques externes* pénètrent dans le cerveau, en dehors et au-dessus des précédents. Leur trajet est plus simple : ils vont directement vers les parties latérales du protocerebrum, en dedans ou en dehors des nerfs ocellaires latéraux selon les groupes.

Au pôle postérieur de chaque corps paracardiaque prend naissance un *nerf allate* auquel est appendu un corps allate.

Du système ainsi décrit partent divers nerfs collatéraux, variables selon les groupes. Schématiquement on peut distinguer :

— des *collatérales externes*, partant, soit du nerf paracardiaque externe, soit du corps paracardiaque, soit du nerf allate, soit même du corps allate.

Les unes demeurent dans la tête *(collatérales céphaliques*, c. c.*)*, se perdant dans les muscles du tentorium ou dans les muscles masticateurs. L'une d'entre elles, assez constante, va s'anastomoser avec un nerf maxillaire partant du ganglion sous œsophagien *(nerf paracardio-maxillaire)*. D'autres se dirigent en arrière vers le thorax (*collatérales prothoraciques* c. pth.) où elles s'anastomosent avec un nerf issu du ganglion prothoracique.

— des *collatérales internes*, en général au nombre de deux : un nerf court anastomosant le corps paracardiaque au ganglion hypocérébral *(anastomose paracardio-sympathique*, a. p. s.*)*, un nerf long qui pénètre dans l'aorte et suit sa paroi inférieure *(nerf aortique)*.

Ainsi, anatomiquement, le système neuro-endocrinien céphalique s'oppose au sympathique par sa systématisation : il est *aortique* alors que ce dernier est *stomatogastrique*.

3. Les grands types morphologiques.

Le type qui a servi d'exemple pour la description, et qui est représenté sur la figure 1 peut être nommé *type latéralisé*. Chaque glande en effet a une position latérale et se trouve sans contact avec son homologue. C'est celui dont la description est la plus simple.

Sans vouloir énumérer toutes les variations qui peuvent se présenter, énumération qui trouvera mieux sa place dans les chapitres ultérieurs, je voudrais cependant indiquer les grands types morphologiques que l'on peut rencontrer. Ils sont schématisés sur la figure 2.

Si tout en conservant leur position latérale, les corps paracardiaques s'éloignent du cerveau et se collent contre les corps allates (fig. 2, schéma 4), on se trouve en présence du *type latéralisé distal*, réalisé dans quelques groupes (certains Diptères et Coléoptères).

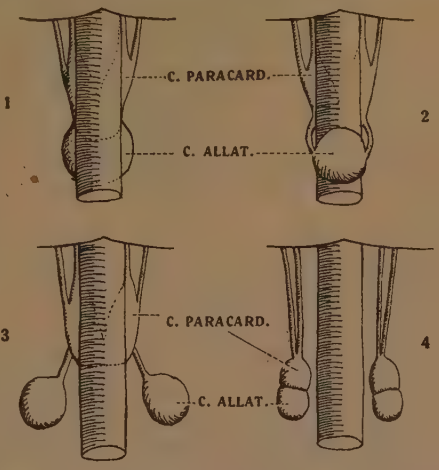


Fig. 2. — Schémas simplifiés représentant les grands types morphologiques des glandes rétrocérébrales. 1 : type centralisé ; 2 : type annulaire ; 3 : type hémicentralisé ; 4 : type latéralisé distal. Le type latéralisé simple est représenté sur la figure 1.

Mais les cas de beaucoup les plus fréquents sont ceux où les deux glandes d'une même paire tendent à se rapprocher et même à fusionner. Elles se mettent ainsi en rapports étroits avec l'aorte.

Le schéma 3 de la figure 2 représente le *type hémi-centralisé*. Les corps

allates demeurent distincts, mais les corps paracardiaques se trouvent dans la paroi aortique, et se fusionnent soit dans la paroi supérieure de l'aorte, soit surtout dans sa paroi inférieure. Ils sont alors en relations très intimes, non seulement avec l'aorte, mais aussi avec le ganglion hypocérébral. Les nerfs paracardiaques internes sont parfois distincts de l'aorte, mais parfois aussi sont également compris dans la paroi aortique. C'est ce type qui est le

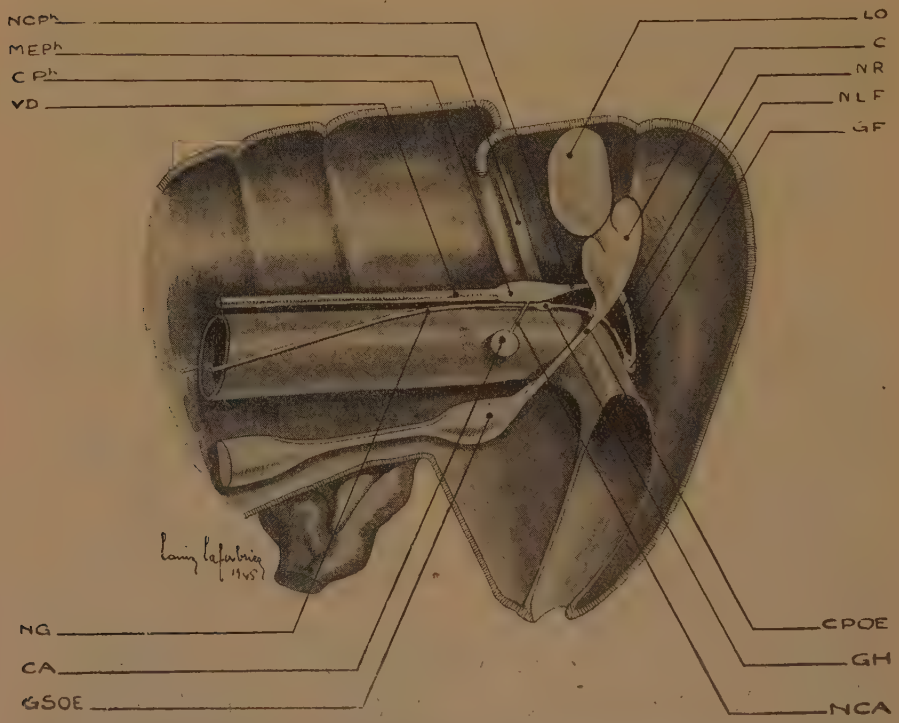


Fig. 3. — Tête de Criquet ouverte selon le plan médian, le vaisseau dorsal étant étiré vers l'arrière. Situation générale dans la tête des glandes d'un type hémi-centralisé. *C* : cerveau ; *CA* : corps allate ; *CPh* : corps paracardiaque ; *CPOe* : connectif péri-œsophagien ; *GF* : ganglion frontal ; *GH* : ganglion hypocérébral ; *GSOe* : ganglion sous-œsophagien ; *LO* : lobe optique ; *MEph* : muscle élévateur du pharynx ; *NCA* : nerf allate ; *NCPh* : nerf paracardiaque interne ; *NLF* : nerf labro-frontal ; *NR* : nerf récurrent ; *VD* : vaisseau dorsal (aorte) (d'après Cazal et Guerrier, 1946).

plus fréquent et paraît le plus primitif : on le trouve en effet chez les Paléoptères et les Néoptères primitifs (Dictyoptères, Orthoptères, etc...). La figure 3 représente la situation générale des glandes de ce type chez un Criquet.

Une centralisation plus poussée peut aboutir également à la fusion des corps allates en une seule masse, parfois bilobée. D'ordinaire les corps allates se fusionnent *au-dessous de l'aorte* (*type centralisé*, fig. 2, schéma 1) et se mettent en contact étroit avec les corps paracardiaques ; ils

sont parfois même inclus dans eux (certains Hétéroptères gymnocérates).

Mais la fusion des corps allates se fait parfois *au-dessus de l'aorte*. Le corps allate impair ainsi formé ne peut se mettre en rapports directs avec les corps paracardiaques qui sont sous l'aorte. De part et d'autre de celle-ci sont situés les nerfs allates. L'ensemble forme donc un anneau qui entoure l'aorte : corps paracardiaques au-dessous, corps allate au-dessus, nerfs allates latéralement. C'est le *type annulaire*, réalisé chez les Diptères supérieurs (fig. 2, schéma 2).

Evidemment tous les intermédiaires existent entre ces cinq grands types. Les exemples ne manqueront pas dans les chapitres suivants.

4. Matériel.

J'ai cherché à étudier dans ce travail au moins un genre de chaque groupe important. Dans différents cas plusieurs genres ont été examinés. Je n'ai pu malheureusement me procurer certains groupes exotiques (Grylloblattides, Zoraptères par exemple).

Parmi les groupes de notre faune, seuls les Strepsiptères, les Raphidioptères et les Plécoptères n'ont pas été étudiés.

Mon matériel a été récolté soit dans les environs de Montpellier, soit à Banyuls, soit dans l'Isère, soit en Touraine.

La classification qui est utilisée pour la présentation de ce travail est celle qui a été préconisée par Martynov, adoptée récemment par Jeannel (1945) et utilisée dans le *Traité de Zoologie* (1). Nous avons cependant modifié la répartition de certains ordres (Embioptères, Aphaniptères, Hyménoptères, Trichoptères et Lépidoptères) pour des raisons qui résultent de l'étude des organes endocrino-sympathiques céphaliques et qui seront exposées à la fin de ce travail.

Voici la liste des espèces que nous avons examinées disposées selon cette classification (les groupes mis entre crochets n'ont pas été étudiés) :

I. Collemboles : *Anurida maritima* Guer.
Tomocerus catalanus Denis.
[II. Protoures].
III. Thysanoures.
1) Entotrophes. *Campodeidæ* : *Campodea* sp.
Japygidæ : *Japyx* sp.
2) Ectotrophes. *Machilidæ* : *Machilis polypoda* L.
Petrobius maritima Leach.
Lepismatidæ : *Thermobia domestica* Packard.
Lepisma saccharina L.
Lepismina aurea Duf.
IV. Ptérygotes.

(1) *Traité de Zoologie* publié sous la direction de P. P. Grassé, Masson, éditeur (*sous presse*).

A. Paléoptères

Ephémères : *Ephemera vulgata* L.
Cloëon sp.
Odonates : Zygoptères : *Calopteryx virgo* L.
Lestes virens Charp.
Platycnemis pennipes Pallas.
Anisoptères : *Aeschna grandis* L.
Aeschna cyanea Müller.
Libellula depressa L.
Sympetrum flaveolum L.
Crocothemis erythrea Brullé.

B. Polynéoptères

1) Blattoptéroïdes.
Blattes : *Blatta orientalis* L.
Loboptera decipiens Germ.
Mantes : *Mantis religiosa* L.
Empusa pauperata Rossi.
Isoptères : *Calotermes flavicollis* F.
Reticulitermes lucifugus Rossi.
Embioptères : *Monotylota Ramburi* R. K.
[Zoraptères].
2) Orthoptéroïdes.
[Plécoptères].
[Notoptères].
Phasmes : *Clonopsis gallica* Charp.
Orthoptères :
a) Criquets : *Œdipoda miniata* Pall.
Œdipoda cærulescens L.
Orthacantacris ægyptia L.
Calliptamus italicus L.
b) Sauterelles : *Phasgonura viridissima* L.
Metrioptera albupunctata Goeze.
Tettigonia albifrons F.
Ephippiger bitterensis Marg.
c) Gryllides : *Gryllus campestris* L.
Gryllomorpha dalmatina Oesk.
Gryllotalpa gryllotalpa L.
3) Dermaptéroïdes.
Dermaptères : *Forficula auricularia* L.
Labidura riparia Pallas.

C. Paranéoptères

1) Psocoptéroïdes.
Psocoptères : *Stenopsocus immaculatus* Steph.
Cæcilius flavidus Curt.
Mallophages : *Menopon gallinæ* L.
Anoploures : *Hæmatopinus suis* L.
Pediculus corporis De Geer.
2) Thysanoptéroïdes.
Thysanoptères : *Thrips tabaci* Lind.
Haplothrips sp.
3) Hémiptéroïdes.
Hétéroptères.
a) Cryptocérates : *Naucoris cimicoïdes* L.
Nepa cinerea L.
Ranatra linearis L.
Notonecta glauca L.

b) Gymnocérates : *Eurygaster maurus* L.
Eurydema festivum L.
Pentatoma rufipes L.
Chlorochroa juniperina L.
Syromastes marginatus L.
Pyrrhocoris apterus L.
Lygoeus equestris Fabr.
Gerris lacustris L.
Rhinocoris iracundus Scop.
Rhodnius prolixus Stal.
Cimex lectularius L.
Orthocephalus sp.

Homoptères :

a) Auchénorhynques : *Cicada plebeja* L.
Tettigia orni L.
Cicadetta montana Scop.
Triecphora sanguinolenta L.
Aphrophora sp.
Tettigonia viridis L.
Deltocephalus pulicaris Fall.
Centrotus cornutus L.

b) Sternorhynques :

1. Pucerons : *Macrosiphum rosæ* Réaumur.
Aphis sp.
Pemphigus sp.

2. Psylles : *Homotoma ficus* Guér.

[3. Aleurodes].

4. Coccides : *Pulvinaria mesembrianthemi.*

D. Oligonéoptères

1) Coléoptéroïdes.
Coléoptères.

a) Adéphages : *Carabeus violaceus* L.
Dytiscus marginalis L.
Dytiscus pisanus Lop.

b) Haplogastres : *Ocypus olens* Mull.
Hydrous piceus L.
Melolontha melolontha L.

c) Hétérogastres : *Lampyris noctiluca* L.
Rhagonycha fulva Scop.
Zonabris quadripunctata Scop.
Cerambyx cerdo L.
Leptinotarsa decemlineata Stal.

2) Névroptéroïdes.

Mégaloptères : *Sialis lutaria* F.

[Raphidioptères]

Planipennes : *Palpares libelluloides* Dalm.
Creagris plumbeus Oliv.
Formicaleo tetragrammicus F.
Chrysopa vulgaris L.

3) Trichoptéroïdes.

Trichoptères : *Phryganea varia* F.
Limnophilus sp.

Lépidoptères : *Pieris brassicæ* L.
Aporia cratægi L.
Bombyx mori L.
Macroglossa stellatarum L.
Hyloïcus ligustri L.
Deilephila euphorbiæ L.
Zygæna sp.
Ephestia Kühniella Zell.

4) Mécoptéroïdes.
Mécoptères : *Panorpa communis* L
Aphaniptères : *Pulex irritans* L.
Ctenocephalides canis Curtis.

Diptères :
a) Nématocères : *Tipula maxima* Poda.
Tipula sp.
Psychoda phalenoïdes L.
Phlebotomus papatasi Scp.
Culex pipiens L.
b) Brachycères : *Hæmatopota* L.
Tabanus bovinus Lw.
Selidopogon sp.
Asilus crabroniformis L.
Machimus sp.
c) Cyclorraphes : *Eristalis tenax* L.
Drosophila melanogaster Mg.
Musca domestica L.
Calliphora erythrocephala Mg.
Ocyptera brassicaria F.
[*d*) Pupipares].
Hyménoptères :
a) Symphytes : *Selandria* sp.
b) Apocrites : *Scolia flavifrons* F.
Vespa crabro L.
Vespula germanica F.
Cryptochilus annulatus F.
Xylocopa violacea Latr.
Aphænogaster sp.
Pheidole pallulida Nyl.
Camponotus lateralis Ol.
[Strepsiptères].

5. Techniques.

Cette étude a été poursuivie d'un bout à l'autre avec une méthode uniforme :

1° Des exemplaires de toutes les espèces étudiées ont été fixés *in toto*, soit au Bouin alcoolique (formule des Duboscq et Brasil), soit avec un fixateur dérivant du liquide de Hollande par adjonction de sublimé et remplacement de l'eau par de l'alcool, dont la formule est la suivante :

Acide picrique	2 gr. 50
Acétate de cuivre	1 gr. 25
Acide acétique	5 cm³
Formol	10 cm³
Alcool à 90°	100 cm³
Sublimé, solution aqueuse saturée	10 cm³

Ce fixateur convient relativement bien à l'étude des Insectes. Il est d'ailleurs nécessaire pour les fixations *in toto* d'employer des solutions alcooliques qui mouillent la cuticule de l'Insecte.

Pour les espèces à chitine molle, tête et thorax sont alors inclus à la paraffine directement. Quelques précautions sont à prendre pour cette inclusion : d'abord rejeter l'emploi du toluène qui durcit considérablement la chitine. Les pièces sont passées dans l'alcool à 70°, puis à 95°, puis dans deux bains consécutifs d'alcool butylique, puis dans la paraffine. L'utilisation de l'alcool butylique nécessite simplement un séjour un peu plus prolongé dans la paraffine (jusqu'à ce que le bain ne sente plus l'alcool butylique). D'autre part l'orientation des pièces a une importance considérable et l'on doit veiller à obtenir de bonnes orientations, bien symétriques. Pour cela il faut dans la plupart des cas faire l'inclusion à la loupe ou même sous le binoculaire.

Pour les espèces à chitine dure, une dissection préalable s'impose, toujours très grossière, visant simplement à éliminer les pièces chitineuses. Seule l'élimination du tentorium est délicate en raison de ses rapports intimes avec les glandes rétrocérébrales. On prélève le collier péri-œsophagien et la partie céphalo-thoracique du tube digestif. L'inclusion est conduite de la même façon que pour les pièces entières. L'orientation est encore plus délicate.

Les blocs ainsi obtenus sont débités en coupes sériées de 6 à 7 μ d'épaisseur. Des coupes plus épaisses sont difficilement lisibles, des coupes plus minces sont trop abondantes et ne sont pas plus claires. Il me semble que cette épaisseur est la meilleure, même pour les très petites espèces (Collemboles, Campodes, Thysanoptères, etc.). J'ai tâché d'avoir pour chaque espèce de bonnes séries de coupes orientées selon les trois plans de l'espace : coupes frontales, horizontales et sagittales. Ce sont les secondes qui sont les plus commodes pour la reconstitution.

J'ai essayé au début de nombreuses colorations pour m'en tenir par la suite à deux méthodes courantes et faciles à exécuter en série : hématéine-éosine et trichrome de Masson (hématoxyline, ponceau, bleu d'aniline). Cette dernière donne de très beaux résultats et se recommande particulièrement pour l'étude du système nerveux et surtout des corps paracardiaques dont les sécrétions sont colorées en orange vif.

2° Dans la plupart des groupes — non dans tous — des fixateurs osmiés ont été utilisés. Leur difficulté est que, comportant tous de l'eau comme solvant et non de l'alcool, ils ne mouillent pas les Insectes qui flottent à leur surface et sont seulement fixés par les vapeurs osmiques. Leur emploi nécessite donc une dissection préalable qui ne peut être réalisée que sur des espèces d'une certaine taille (au minimum taille d'un termite).

Les animaux sont donc disséqués sous le binoculaire dans du liquide de Ringer. On se borne à une dissection grossière qui ouvre la calotte cranienne et la partie supérieure du thorax. Les pièces sont alors fixées 48 heures dans du liquide de Champy. D'autres fixateurs ont été essayés (liquides de Flemming, d'Hirschler, de Lindsay-Johnson) mais les résultats sont bien inférieurs à ceux obtenus par le Champy qui sont excellents.

Après 48 heures de fixation, les pièces sont portées dans de l'eau distillée et les dissections sont complétées. La fixation au Champy facilite considérablement la dissection : les centres nerveux, les glandes rétrocérébrales et les nerfs prennent une belle teinte brune, les cellules adipeuses sont noires donc très faciles à éliminer. Un dessin de la dissection est alors exécuté et les pièces sont incluses à la paraffine en passant par l'alcool butylique. Elles doivent être maniées très précautionneusement car la fixation au Champy, et c'est là un second inconvénient, les rend très cassantes. Les coupes sériées, toujours de

6 à 7 μ, sont alors colorées à l'hématoxyline ferrique. On met ainsi très nettement en évidence les cellules chromophiles des corps paracardiaques, le chondriome et la sécrétion des cellules paracardiaques et allates.

3° Des pièces fixées au Champy dans les mêmes conditions que précédemment, sont, après un lavage de 24 heures à l'eau distillée, imprégnées à l'acide osmique. L'imprégnation se fait dans une solution d'acide osmique à 1 o/o à l'étuve à 38°. Sa durée est variable. Plusieurs temps doivent être essayés sur des pièces provenant d'un même matériel. J'utilise habituellement des temps de 2 jours, 4 jours, 6 jours et parfois 8 jours. Selon les espèces, l'imprégnabilité des organes varie. Il faut également savoir qu'un lavage plus prolongé à l'eau distillée, après le Champy, raccourcit le temps optimum d'imprégnation.

Après un lavage rapide à l'eau distillée, les pièces sont incluses dans la paraffine. Elles sont alors extrêmement cassantes.

Les coupes sériées sont alors soit montées directement sans coloration si l'imprégnation est suffisante, soit colorées à l'hématoxyline dans le cas contraire. L'imprégnation osmique seule montre nettement les cellules chromophiles des corps paracardiaques ainsi que le dictyome des différents éléments. La coloration à l'hématoxyline après imprégnation osmique insuffisante donne souvent de très beaux résultats, tant pour le chondriome que pour le dictyome.

4° A l'opposé des imprégnations osmiques, les imprégnations argentiques sont particulièrement décevantes. J'ai essayé les procédés sur pièces entières (méthode de Golgi, méthode de Golgi modifiée par Pflugfelder (fixation osmique), méthodes de Bielchowski et de Cajal) et n'ai obtenu que des imprégnations de trachées et de mauvaises imprégnations nerveuses. J'ai essayé également pour les corps paracardiaques les méthodes de Rio-Hortega après coupes à la congélation. Les difficultés sont alors extrêmes en raison de la petitesse des organes, même choisis sur de grosses espèces (Orthoptères de grande taille : Criquets, Dectiques, Courtilières) ; les nombreuses manipulations doivent toutes être effectuées sous le binoculaire pour ne pas perdre ou détériorer les coupes. En définitive les résultats cytologiques sont comparables, mais non supérieurs, à ceux des imprégnations osmiques, et la méthode a de plus le gros inconvénient de ne pas se prêter à des coupes sériées.

6° Illustrations.

Les figures qui illustrent ce travail sont de deux ordres :

1° Des *schémas* d'ensemble, présentés autant que possible de la même façon : cerveau, pharynx, aorte, système stomatogastrique et glandes rétrocérébrales, vus soit par leur face supérieure, soit de profil. Le cerveau n'est indiqué que par ses limites.

Lorsque les dissections ont pu être faites, ces schémas représentent un dessin d'après nature des pièces fixées au Champy, complété pour les détails par l'examen des coupes sériées.

Pour les très petites espèces qui n'ont pu être disséquées, les schémas

ont été réalisés par reconstruction à partir des coupes sériées, le plus souvent à partir de coupes horizontales, ce qui est la solution la plus facile, parfois à partir de coupes frontales.

2° Des *reproductions de coupes*, exécutées non à la chambre claire, mais avec le miroir à projection de Nachet, instrument particulièrement commode et qui ne fatigue pas. Ces reproductions sont faites le plus souvent à partir d'une seule coupe dont elles sont alors la traduction exacte, mais parfois représentent la synthèse de deux ou trois coupes consécutives. Les coupes sériées portent chacune un numéro d'ordre : en multipliant la différence entre deux chiffres par 7 μ, on aura approximativement l'épaisseur qui sépare les deux coupes correspondantes.

Presque tous ces dessins ont été exécutés au trait, ce qui suffit amplement et n'offre pas les difficultés de reproduction des autres procédés. J'aurais évidemment préféré produire une belle série de microphotographies qui eussent été plus probantes. Mais outre l'inconvénient de leur prix de revient élevé et des difficultés de reproduction, elles sont tout de même moins claires qu'un dessin : par exemple le remarquable travail de Hanström (1940) illustré uniquement de microphotographies dont certaines fort belles, est d'une lecture assez pénible. Il m'a donc paru préférable de multiplier les dessins et les schémas.

CHAPITRE III

PALÉOPTÈRES
(Éphémères, Odonates).

1° Éphémères.

Nabert (1913) signala la présence de corps allates chez *Cloëon dipterum*, mais sans donner d'autres précisions. Il faut en arriver au travail de Hanström (1940) pour avoir une description complète des glandes rétro-cérébrales de ce groupe.

Chez *Ephemera vulgata*, *Cloëon* sp. et *Heptagenia* sp. Hanström trouve, en arrière du cerveau et à son contact, un *corpus cardiacum* impair situé dans la paroi supérieure de l'aorte. Il a d'ailleurs davantage l'aspect et la structure d'un ganglion nerveux que d'un organe endocrine ; on n'y trouve aucun signe certain de sécrétion. Cet organe est innervé par deux paires de nerfs venant du cerveau, l'une externe, l'autre interne. La première, plus grêle, vient directement du protocerebrum. La seconde, plus épaisse, provient de deux groupes symétriques de cellules plasmatiques situées dans la partie postéro-supérieure du protocerebrum. Chaque nerf décrit alors une grande courbe, se dirigeant d'abord vers la partie antérieure du cerveau, puis descend et revient en arrière sur la face inférieure du cerveau pour se jeter dans le *corpus cardiacum*. Hanström pense que les cellules originelles de ces nerfs internes sont homologues des organes frontaux pairs des Aptérygotes.

Comme corps allates, Hanström a observé deux formations situées au-dessus de la partie latérale du tentorium, dont la structure rappelle le tissu lymphoïde des Vertébrés et qui sont sans relations — nerveuses ou autres — avec le cerveau ou le *corpus cardiacum*. Par contre ces corps allates paraissent recevoir un nerf du ganglion sous-œsophagien.

J'ai repris cette étude chez des *Ephemera vulgata* L. adultes et des larves de *Cloëon* sp.

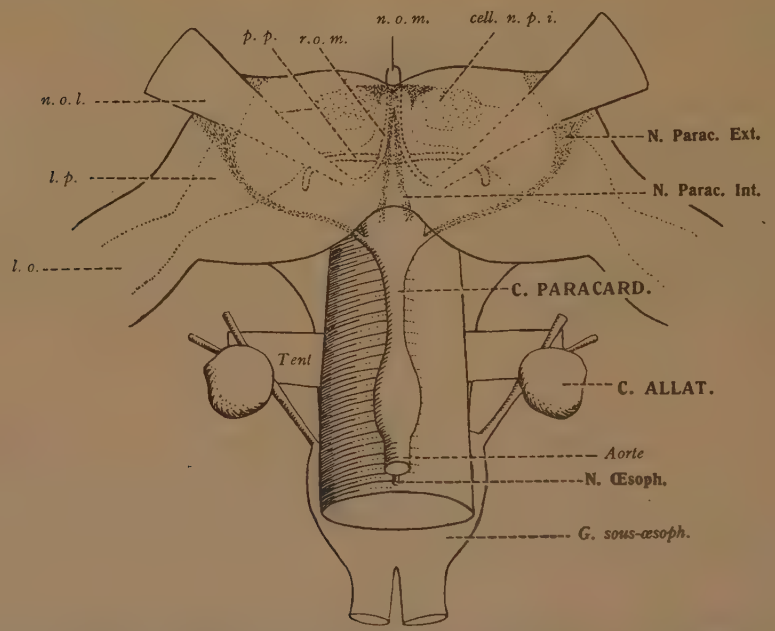


Fig. 4. — *Ephemera vulgata* ; schéma général, vue supérieure. La configuration interne du cerveau est représentée partiellement : lobes protocérébraux (*l. p.*), lobes optiques (*l. o.*), pont protocérébral (*p. p.*), nerf de l'ocelle médian (*n. o. m.*) et ses deux racines (*r. o. m.*) allant s'anastomoser avec les nerfs ocellaires latéraux (*n. o. l.*). Les nerfs paracardiaques ont leur trajet intracérébral représenté en pointillé dense : *cell. n. p. i.* : cellules originelles nerf paracardiaque interne ; *Tent.* : tentorium. Remarquer l'innervation des corps allates d'origine sous-œsophagienne.

Le sympathique céphalique est simple et très primitif, constitué uniquement par un ganglion frontal bien développé, relié au cerveau par les deux connectifs labro-frontaux et par un *nervus connectivus* médian, qui se prolonge en arrière par un nerf récurrent auquel fait suite un nerf œsophagien. Le ganglion hypocérébral manque.

Le corps paracardiaque, médian et impair, est situé dans la paroi dorsale de l'aorte. Il est allongé le long de l'aorte et renflé à ses deux extrémités. L'extrémité antérieure est étroitement appliquée contre le cerveau, dans le sillon postérieur (fig. 4, 5 et 6). L'extrémité postérieure arrive jusqu'au début du prothorax et se continue par l'aorte. Une coupe transver-

sale montre que ce corps paracardiaque est placé uniquement dans la paroi supérieure du vaisseau dorsal, ce qui est une situation unique, n'existant dans aucun autre groupe.

La structure du corps paracardiaque est relativement simple (fig. 5 et 6). Il contient d'abondantes fibres nerveuses occupant toute la partie médiane rétrécie, ainsi que la partie centrale des deux extrémités. Dans celles-ci ces fibres constituent un véritable neuropile. La périphérie des extrémités renflées contient de nombreux noyaux semblables à ceux des cellules nerveuses,

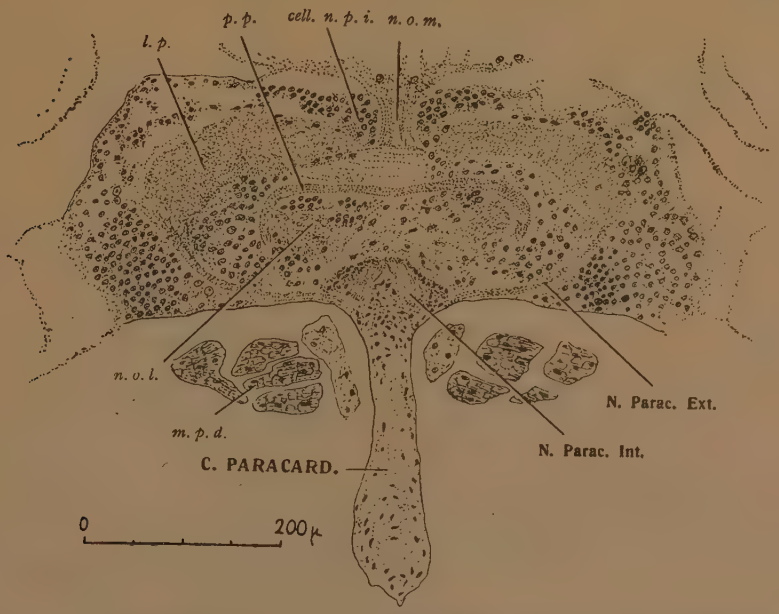


Fig. 5. — *Ephemera vulgata* ; coupe horizontale du cerveau et du corps paracardiaque ; hématéine-éosine. Le trajet intracérébral du nerf paracardiaque externe est bien visible. *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux. Les autres lettres comme pour la figure 4.

mais on ne peut distinguer le cytoplasme qui les entoure. Il existe aussi, tout le long du corps paracardiaque d'assez nombreux petits noyaux gliaux.

Ainsi, par sa structure générale, le corps paracardiaque se rapproche plus d'un ganglion nerveux que d'une glande endocrine. Comme l'a déjà remarqué Hanström on ne peut y mettre en évidence aucun signe de sécrétion. Comme Hanström je n'ai pas utilisé les méthodes électives après fixation osmique, tout mon matériel ayant été fixé *in toto* au Bouin alcoolique ; cependant, même avec cette dernière fixation, on voit chez certains Insectes des gouttes de sécrétion qui n'existent pas chez les Ephémères. Seules, la situation dans la paroi aortique, et l'innervation qui va maintenant être étudiée, permettent d'homologuer cette formation aux corps paracardiaques des autres Insectes.

L'innervation du corps paracardiaque est en effet très caractéristique : ainsi que l'a montré Hanström, on observe nettement les deux paires de nerfs paracardiaques.

Les nerfs externes se voient facilement sur des coupes horizontales (fig. 5). Si on les suit en remontant leur trajet, on les voit pénétrer dans la partie postérieure du cerveau et se diriger du côté externe. Ils passent au-dessus des lobes protocérébraux, changent alors de direction en se portant vers

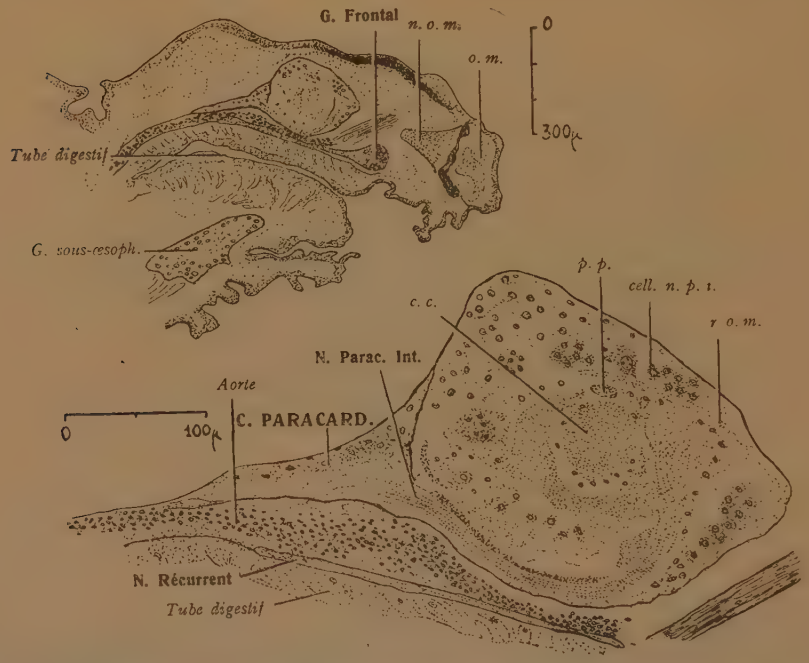


Fig. 6. — *Ephemera vulgata* ; coupe parasagittale (hématéine-éosine) vue à deux grossissements. Remarquer le trajet intracérébral du nerf paracardiaque interne. *c. c.* : corps central ; *cell. n. p. i.* : cellules originelles du nerf paracardiaque interne ; *o. m.* et *n. o. m.* : ocelle médian et son nerf ; *p. p.* : pont protocérébral ; *r. o. m.* : racine latérale du nerf ocellaire médian.

l'avant et en se déployant en éventail. Ils arrivent alors à leurs cellules originelles, situées sur la face antéro-latérale du cerveau, au-dessous et en avant des nerfs ocellaires latéraux. Le nerf se trouve donc à peu près dans un plan horizontal situé entre le lobe protocérébral et la voie ocellaire latérale.

Les nerfs internes ont un trajet plus complexe qu'il faut suivre sur des coupes sériées horizontales et sur des coupes sagittales (fig. 6). En remontant leur trajet, on les voit, dès leur sortie du corps paracardiaque, pénétrer dans le cerveau presque sur le plan médian. Ils en suivent alors la face inférieure, s'entrecroisent sur la face antérieure, puis se déploient en éven-

tail. Les fibres passent alors en dehors et en avant des racines latérales du nerf ocellaire médian (fig. 4), et aboutissent enfin à leurs cellules originelles, situées à la face supérieure du cerveau, entre les insertions du nerf ocellaire médian et des nerfs ocellaires latéraux (fig. 4).

Les corps allates ont également une situation tout à fait particulière que l'on n'observe pas ailleurs. A la suite de HANSTRÖM, je peux affirmer qu'ils n'ont aucune relation nerveuse soit avec le cerveau, soit avec le corps paracardiaque. Ils sont situés en arrière de la tête, immédiatement au-dessus des parties latérales du tentorium (lequel est très postérieur), et au-dessous du

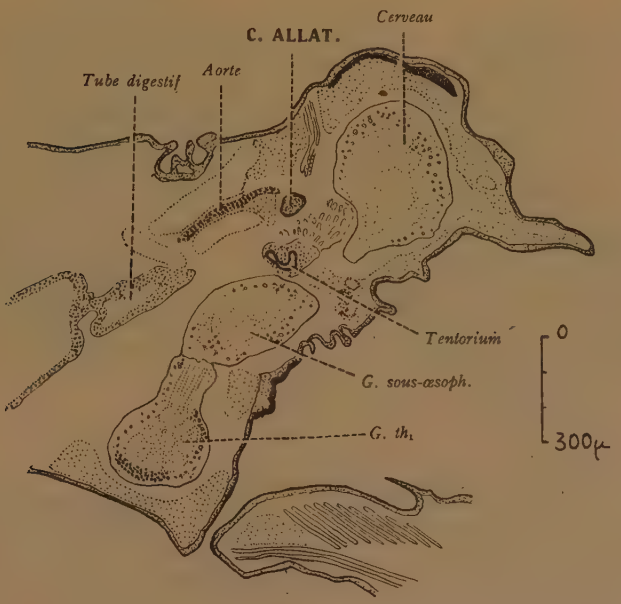


Fig. 7. — *Ephemera vulgata* ; coupe parasagittale (hématéine-éosine) montrant la situation d'un corps allate. *G. th_1* : ganglion prothoracique.

plan de l'œsophage (fig. 4 et 7). Ce sont deux grosses masses polylobées formées d'un grand nombre de cellules à petit noyau et à cytoplasme très réduit tassées les unes contre les autres (fig. 8). Là non plus on ne voit aucun signe histologique de sécrétion. L'aspect général est celui d'un tissu lymphoïde de Vertébré. Nous retrouverons plus loin cette comparaison à propos des Odonates.

Les corps allates sont enveloppés par une membrane assez épaisse, riche en trachées et en éléments nerveux qui réalisent par endroits de véritables masses plexulaires (fig. 8, corps allate de gauche). Ces fibres nerveuses proviennent d'un gros nerf venant lui-même, par-dessus le tentorium, du ganglion sous-œsophagien. Ce nerf dépasse d'ailleurs le corps allate en se bifurquant et se dirige en avant dans la région ventrale de la tête (fig. 4).

Cette innervation d'origine sous-œsophagienne est tout à fait spéciale aux Ephémères.

En résumé, les Ephémères possèdent des glandes endocrines à caractères très particuliers, certains primitifs, d'autres très évolués :

— système sympathique rudimentaire, sans ganglion hypocérébral,

— un seul corps paracardiaque impair, situé dans la paroi aortique,

— deux paires de nerfs paracardiaques bien distinctes,

— deux corps allates bien développés, mais innervés par le ganglion sous-œsophagien.

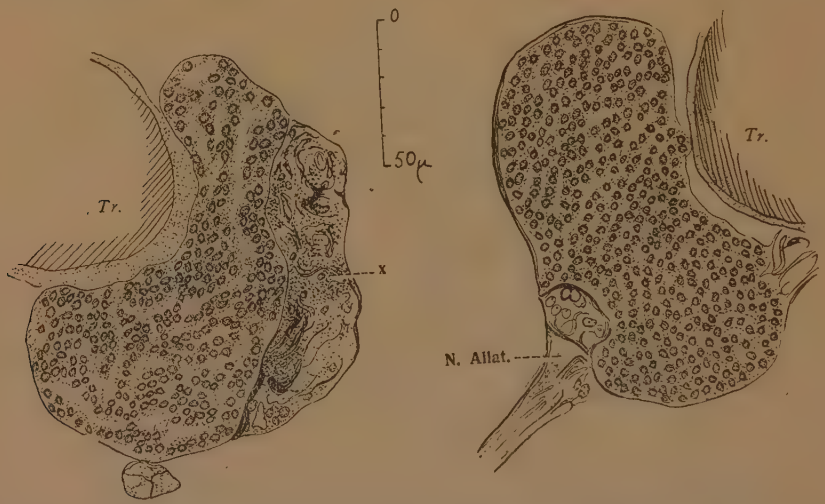


Fig. 8. — *Ephemera vulgata* ; coupes horizontales des corps allates (trichrome de Masson). Celui de droite montre son nerf venant du ganglion sous-œsophagien. Sur la face interne de celui de gauche on voit une masse dense (*x*) formée de fibres nerveuses, de fines trachées et de cellules gliales. *Tr.* : trachées.

2. Odonates.

Brandt (1836) dont la description a été reprise par Tillyard (1917) donne un aperçu rapide du « système sympathique » des Odonates: système impair ou frontal formé par le ganglion frontal et le nerf récurrent qui lui fait suite, système pair ou stomatogastrique, constitué par deux ganglions splanchniques antérieurs fusionnés sur la ligne médiane, et deux ganglions splanchniques postérieurs. En 1924, Baldus n'étudie que très sommairement le système sympathique. Il signale, partant de la *pars intercerebralis*, du protocerebrum, deux nerfs fortement chromophiles (nerfs stomatogastriques), qui se dirigent en arrière et en bas, et se jettent dans les « ganglions stomatogastriques », sur lesquels l'auteur ne donne aucune précision. Il décrit pour la première fois chez les Insectes, sous le nom de *nervus connectivus* un très fin nerf allant du protocerebrum au ganglion frontal.

Il faut arriver à Hanström (1940) pour trouver décrites avec précision les glandes rétrocérébrales. Les *corpora cardiaca*, situés autour de l'aorte, ont une structure nerveuse, mais contiennent cependant quelques gouttes de sécrétion qui prennent fortement les colorants ; ils sont innervés par une paire de *nervi corpori cardiaci I*. Les *corpora allata* ont une situation très particulière, antérieure et inférieure. Hanström observe des « nervi corporis allati » seulement chez l'adulte.

Mes recherches sur les Odonates ont fait l'objet d'une publication précédente (1947) : aussi n'insisterai-je ici que sur les points importants ou sur des faits constatés depuis la rédaction de ce mémoire. J'ai étudié les espèces suivantes :

Zygoptères :	*Calopterygidæ* :	*Calopteryx virgo* L., adultes.
	Agrionidæ :	*Lestes virens* Charp., larves et adultes.
		Platycnemis pennipes Pallas, adultes.
Anisoptères :	*Æschnidæ* :	*Æschna grandis* L., larves et adultes.
		Æschna cyanea Müller, larves et adultes.
	Libellulidæ :	*Libellula depressa* L., adultes.
		Sympetrum flaveolum L., larves et adultes.
		Crocothemis erythrea Brullé, adultes.

Le sympathique frontal est très primitif : ganglion frontal bien développé relié au cerveau par les connectifs labro-frontaux et par le *nervus connectivus* de Baldus, nerf récurrent qui, arrivé en arrière du cerveau,

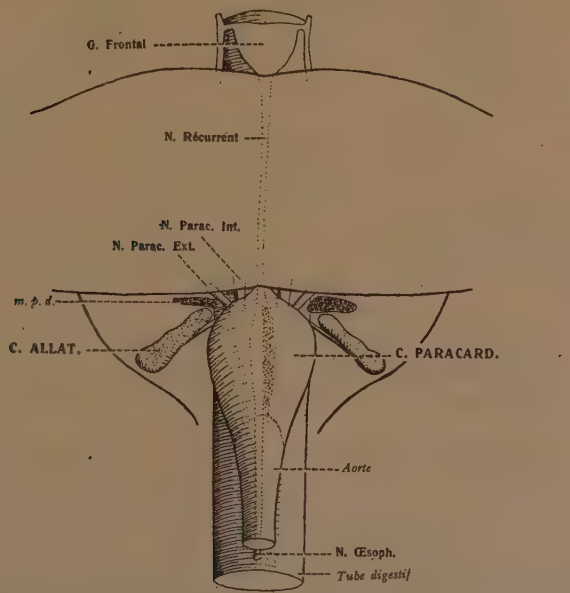


Fig. 9. — *Libellula depressa*, adulte ; schéma général, vue supérieure. Remarquer les corps paracardiaques trapus et fusionnés entre eux, les corps allates allongés situés au contact des connectifs péri-œsophagiens. *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux.

se renfle légèrement pour constituer un ganglion hypocérébral rudimentaire, continué lui-même en arrière par un nerf œsophagien impair.

Les corps paracardiaques. bien développés chez la grande larve et chez l'adulte (fig. 9, 10, 11), sont situés dans la paroi aortique et se fusionnent par leurs bords supérieurs. Ils sont allongés chez les Zygoptères et les larves des Anisoptères, relativement courts et larges chez les Anisoptères adultes (fig. 9). Sur les coupes transversales (fig. 11), on les voit conserver une épaisseur homogène dans toute la paroi aortique, même dans sa partie supérieure, si bien que leur fusion est totale. Par contre, du côté ventral, ils sont nettement séparés l'un de l'autre par le ganglion hypocérébral.

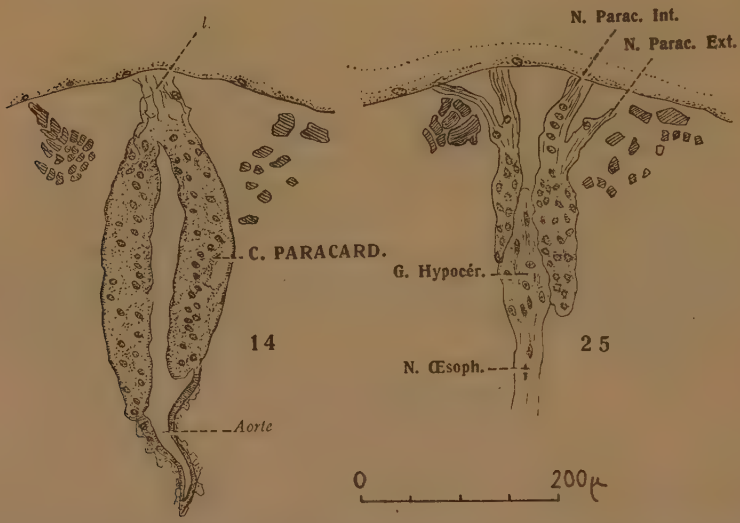


Fig. 10. — *Calopteryx virgo*, adulte ; coupes horizontales sériées ; trichrome de Masson. La coupe 14 montre le tissu fibreux (ligament, *l.*) qui unit les corps paracardiaques au cerveau. La coupe 25, passant au-dessous de la précédente, montre les deux paires de nerfs paracardiaques.

La partie dorsale de leur extrémité antérieure, presque au contact du cerveau, se continue vers celui-ci par une fine membrane qui se confond avec le névrilemme du sillon intercérébral, et qui représente la paroi dorsale de l'aorte.

La partie ventrale et antérieure de chaque corps paracardiaque reçoit deux nerfs, qui s'unissent à leur point de pénétration dans le corps paracardiaque. Ce sont les nerfs paracardiaques interne et externe. Ils sont situés tous deux en dedans des muscles pharyngiens dorsaux. Il est facile de suivre le trajet intracérébral du premier. Il est absolument identique à ce que l'on observe chez les Ephémères : origine dans la portion interocellaire de la *pars intercerebralis*, trajet vers l'avant et vers le bas, entrecroisement, retour en arrière sur la face inférieure du cerveau.

Comme chez les autres groupes d'Insectes, les corps paracardiaques sont

constitués par des fibres nerveuses provenant des nerfs paracardiaques, par des cellules de petites dimensions, à cytoplasme peu visible, de nature probablement gliale (cellules chromophobes) et par des cellules de grande taille, à cytoplasme prenant fortement l'osmium ou l'hématoxyline après fixation osmiée (cellules chromophiles). Entre ces éléments, et surtout abondants dans la portion interne qui est au contact de la lumière aortique, se trouvent des formations très polymorphes, irrégulières, dont le seul caractère est d'avoir les mêmes propriétés chromophiles que les cellules ainsi caractérisées. Nous les désignerons sous le nom de *formations chromophiles*. Il est difficile d'en déterminer la signification exacte chez

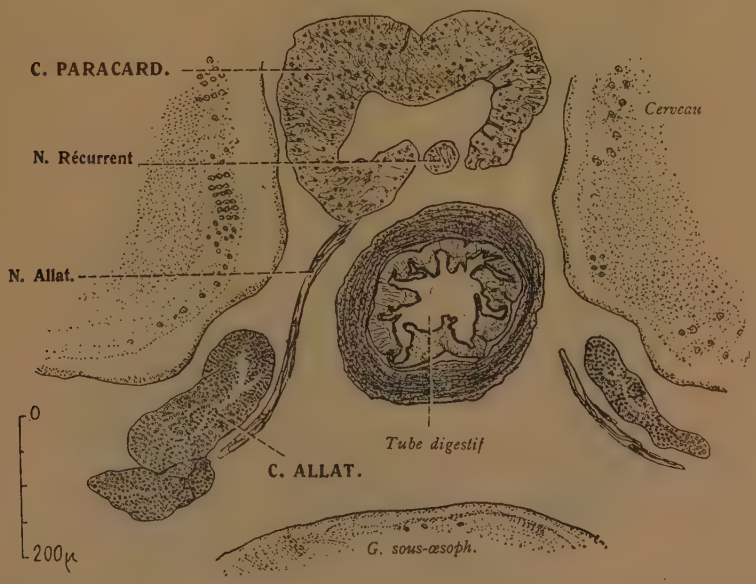


Fig. 11. — *Libellula depressa*, adulte ; coupe transversale immédiatement en arrière des connectifs péri-œsophagiens ; trichrome de Masson. On voit la partie antérieure des corps paracardiaques, les corps allates et leurs nerfs.

les Odonates ; nous verrons cependant chez d'autres groupes, qu'il s'agit soit de prolongements pseudopodiques de cellules chromophiles, soit de gouttes de sécrétion.

Chez les Odonates, et principalement leurs larves, ces formations chromophiles présentent une particularité unique : celles qui bordent la lumière aortique font plus ou moins saillie dans celle-ci et s'y terminent en boucle. Cette disposition particulière sera étudiée d'une façon plus détaillée au chapitre XI consacré à la cytologie des corps paracardiaques.

Les corps allates occupent une situation encore très primitive, comme chez les Ephémères. Ils sont d'ailleurs difficiles à mettre en évidence sur les dissections, alors qu'on les observe particulièrement bien sur des coupes sériées. Chez les adultes des grandes espèces (*Libellula depressa* par exem-

ple, représentée sur la figure 9), on arrive cependant à les voir. Ainsi que voudrait le montrer la figure 9 et qu'on le voit sur la figure 11, ils sont situés au contact même des connectifs péri-œsophagiens, et s'insinuent souvent entre ceux-ci et l'œsophage. Leur forme paraît se modifier avec l'âge : chez les larves jeunes, ils sont globuleux ou ovoïdes ; chez les grandes larves et les adultes, ils sont allongés et boudinés. Leur longueur peut alors atteindre 700 à 900 μ pour une largeur de 60 à 100 μ.

Chaque corps allate est situé, ce qui se voit surtout bien chez les larves,

Fig. 12. — *Aeschna*, larve ; aspect général des corps paracardiaques d'après une coupe transversale ; Champy, imprégnation osmique. En bas et au milieu se trouve le ganglion hypocérébral.

dans la lame conjonctive qui sépare le sinus latéral du sinus œsophagien inférieur (voir mon mémoire précédent), juste au-dessous de l'expansion aortique latérale. Ses rapports vasculaires sont donc particulièrement importants.

Hanström n'a observé de nerf allate que chez les adultes. Il y est en effet très net et provient de l'extrémité antérieure du corps paracardiaque correspondant. Il se dirige alors latéralement et vers le bas (fig. 11), demeurant dans le même plan frontal et allant parfois même vers l'avant, pour atteindre, non l'extrémité supérieure du corps allate, mais sa partie moyenne. Chez les larves âgées, un nerf identique existe quoiqu'encore plus réduit. On peut le suivre dans certaines coupes le long de la nappe aortique et de

la paroi postérieure de l'expansion aortique latérale. Il est formé par un nombre très minime d'axones qui proviennent également de l'extrémité antérieure du corps paracardiaque.

Par contre je n'en ai pas observé chez les larves plus jeunes. Peut-être n'en existe-t-il pas, ce qui est rendu vraisemblable par le faible développe-

Fig. 13. — *Aeschna*, larve ; aspect général d'un corps allate d'après une coupe transversale ; hématéine-éosine. *ao.* : expansion latérale de l'aorte ; *m.* : muscle péri-œsophagien ; *n. a.* : nerf allate ; *S. L.* : sinus latéral ; *S. Œs. I.* : sinus œsophagien inférieur.

ment de ce nerf chez les larves âgées. Ainsi semble-t-on assister au ralenti à ce qui se passe chez les Insectes plus évolués dans les stades embryonnaires, les corps allates ayant une origine ventrale et ne se mettant que secondairement en relations avec le système aortique.

La structure des corps allates ressemble assez à celle que l'on observe chez les Ephémères. Parfaitement homogènes, ils sont constitués par de petites cellules à cytoplasme réduit, tassées les unes contre les autres et prenant assez fortement les colorants (fig. 13). L'aspect général est celui

du tissu lymphoïde des Vertébrés. Il est difficile d'y mettre en évidence des phénomènes secréteurs.

Chez les Odonates, on observe des formations particulières que j'ai décrites dans mon mémoire précédent (1947) sous le nom de « massifs ectodermiques intersegmentaires ». Ils sont situés dans la partie postérieure de la tête, en continuité avec les invaginations épidermiques qui séparent celles-ci du prothorax. On en observe également parfois dans le thorax. Ce sont des massifs cellulaires polylobés dont la structure, analogue à celle des corps allates, rappelle également un tissu lymphoïde de Vertébré. A certains moments, on y voit apparaître des signes indiscutables de remaniements nucléaires : mitoses typiques à tous les stades et images de destruction nucléaire (pycnoses et caryorrhexies). Cette activité paraît contemporaine des phénomènes qui précèdent la mue, mais débute plus tôt car on l'observe même chez des larves dépourvues de mitoses épidermiques.

Dans mon travail précédent, j'ai tiré deux déductions de cette structure particulière : 1° Il s'agit probablement d'organes jouant un rôle dans le métabolisme des nucléoprotéïdes, tout comme chez les Vertébrés le thymus qui est aussi d'origine ectodermique ; 2° les corps allates ne sont que des massifs intersegmentaires particuliers, détachés de leurs connexions épidermiques, et en relations secondaires avec le système paracardiaque. Toutes ces considérations seront développées au chapitre XII.

Le système endocrinien rétrocérébral des Odonates comparé à celui des Ephémères, possède donc quelques particularités notables :

— les corps paracardiaques sont situés dans la paroi aortique, mais nettement doubles bien que fusionnés par leur bord supérieur ; ils sont donc plus primitifs que ceux des Ephémères ;

— les deux paires de nerfs paracardiaques sont du même type ;

— les corps allates sont par contre plus évolués en raison de l'apparition des nerfs allates qui les mettent en relations directes avec le système paracardiaque ; alors que chez les Ephémères ils sont innervés par le ganglion sous-œsophagien.

CHAPITRE IV

BLATTOPTÉROÏDES (DICTYOPTÈRES, ISOPTÈRES, EMBIOPTÈRES)

Les quatre groupes qui sont réunis dans ce chapitre correspondent à des Polynéoptères primitifs dont les caractères sympathico-endocriniens sont assez homogènes. Ils sont tous caractérisés par l'existence d'un seul nerf œsophagien et d'un *nervus connectivus*.

1. Blattes.

En 1887, Hofer donna déjà une description anatomique précise du complexe rétrocérébral des Blattes. Dans un schéma reproduit depuis par tous les classiques, il en montra les caractères principaux : deux « ganglions

pairs antérieurs », deux « ganglions pairs postérieurs », un nerf récurrent qui se poursuit par un nerf œsophagien, et de nombreuses anastomoses disposées en réseau entre ces différentes formations. Cette description se retrouve chez les auteurs postérieurs (Police, 1910 ; Nabert, 1913 ; Bretschneider, 1914). Bretschneider décrit en outre un fin tractus allant du protocerebrum au ganglion frontal, qui sera désigné ultérieurement chez les Odonates par Baldus (1924) sous le nom de *nervus connectivus*.

De Lerma (1937) s'attache surtout à préciser la structure histologique des corps pharyngiens chez *Blatta orientalis*. Il constate, comme d'ailleurs chez divers Orthoptères, Coléoptères et Hyménoptères, la présence de formations chromophiles qu'il interprète comme des gouttes de sécrétion.

Hanström (1940) en reprend l'étude anatomique chez diverses Blattes : *Leucophæa* sp., *Blatta orientalis*, *Periplaneta americana*, *Blatella germanica*, *Blatella* sp. de Java et *Ectobius laponicus*. La morphologie générale est la même dans toutes ces espèces, sauf que les glandes sont plus proches du cerveau chez *Ectobius*, plus éloignées chez *Blatella*. Hanström s'attache principalement à la description des nerfs : il constate l'existence des « *nervi corporis cardiaci II* » (nerfs paracardiaques externes) et décrit nettement le trajet intracérébral des « *nervi corporis cardiaci I* » ainsi que leurs cellules-mères de la *pars intercerebralis*. Ces constatations sont confirmées par M. Thomsen (1943) qui, à l'occasion de recherches expérimentales, produit un bon schéma de ces glandes chez *Blatta orientalis*. B. Scharrer (1946) étudie expérimentalement la physiologie des *corpora allata* chez *Leucophæa*.

Mes recherches ont porté principalement sur *Blatta orientalis* L., mais aussi sur *Loboptera decipiens* Germ.

Le sympathique impair présente des caractères très primitifs. Il existe un *nervus connectivus*, déjà entrevu par Bretschneider, analogue à celui des Odonates, reliant le protocerebrum au ganglion frontal. Le nerf récurrent se continue le long de l'œsophage par un nerf œsophagien impair. Entre ces deux formations se trouve un renflement qui paraît correspondre par sa forme à un ganglion hypocérébral. Nous le nommerons ainsi. Cependant l'examen microscopique montre des cellules ganglionnaires disposées sans ordre, sans former de couche périphérique ; comme on observe également des cellules ganglionnaires dans le nerf récurrent, il faut bien admettre que ce ganglion hypocérébral est en réalité diffus.

Le complexe rétrocérébral est recouvert dans sa partie antérieure par l'aorte entourée de cellules péricardiales (fig. 14), si bien qu'il faut enlever ces formations pour pouvoir l'examiner nettement. Après cette opération, on voit nettement, de part et d'autre du nerf récurrent et en avant du ganglion hypocérébral, les deux corps paracardiaques qui sont situés dans la paroi ventrale de l'aorte. En arrière et de part et d'autre du ganglion hypocérébral se trouvent les deux corps allates, réunis aux précédents par les nerfs allates qui sont souvent dédoublés (fig. 14). Corps paracardiaques et allates sont sensiblement de la même dimension, 400 μ sur 300 μ chez une femelle adulte de *Blatta orientalis*.

Les corps paracardiaques sont reliés au cerveau par deux paires de nerfs paracardiaques, internes et externes. Dans la partie ventrale de chaque corps

paracardiaque, les fibres du nerf interne et du nerf externe se confondent pour former un nerf basal (terme que j'ai utilisé précédemment avec Guerrier, 1946, pour désigner cette formation chez les Orthoptères) qui traverse en longueur le corps paracardiaque, pour constituer à son pôle postérieur d'une part une volumineuse anastomose paracardio-sympathique (fig. 15 et 16, a. p. s.), d'autre part le nerf allate souvent dédoublé. De celui-ci partent des collatérales externes, en général au nombre de deux, qui se perdent dans la région latéro-pharyngienne (fig. 14). Le

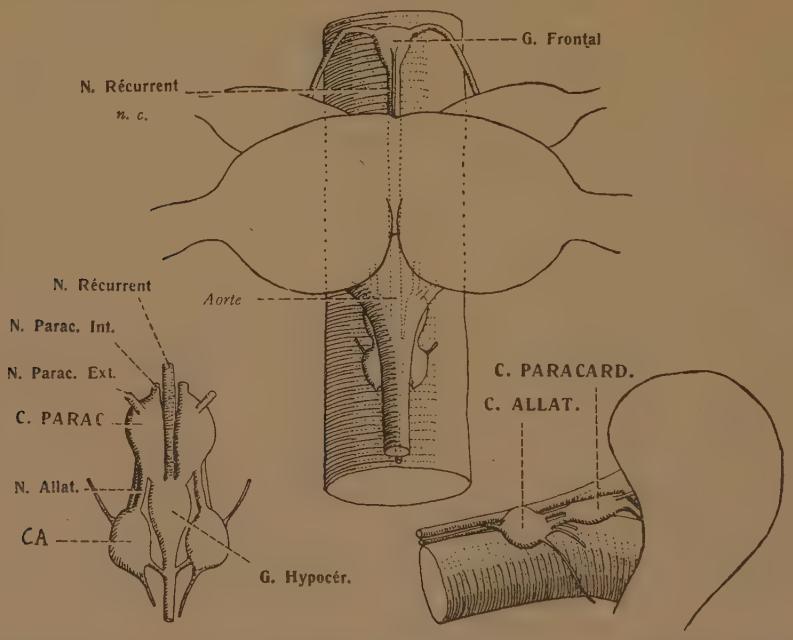


Fig. 14. — *Blatta orientalis*, schéma général. Au centre : vue supérieure, l'aorte et les cellules péricardiales étant en place. A gauche : détails après ablation de l'aorte. A droite : vue de profil. *n. c.* : *nervus connectivus*.

nerf allate innerve le corps allate, mais certaines fibres traversent ce dernier et forment : du côté externe une collatérale qui descend le long de la face externe de l'œsophage et se perd probablement dans les muscles du tentorium ; du côté interne et postérieur deux anastomoses allato-sympathiques qui se jettent dans le nerf œsophagien en constituant parfois un plexus assez riche.

La figure 15 représente trois coupes transversales du complexe rétrocérébral. La coupe 84 montre les deux corps paracardiaques et le nerf récurrent formant la paroi ventrale de l'aorte. Contre la paroi dorsale de celle-ci est un volumineux amas de cellules péricardiales centré sur une trachée. Dans la coupe 89, l'aorte et les cellules péricardiales s'écartent nettement du complexe. Au-dessous d'elles un voile conjonctif sépare le

nerf récurrent et les anastomoses paracardio-sympathiques collées contre le pharynx, des nerfs et corps allates situés au-dessus. Enfin la coupe 104 montre au-dessous de l'aorte complètement entourée par les cellules péricardiales, les deux corps allates et le ganglion hypocérébral.

La figure 16 représente ces mêmes éléments sur une coupe horizontale. Les corps paracardiaques ont la même constitution générale que dans les

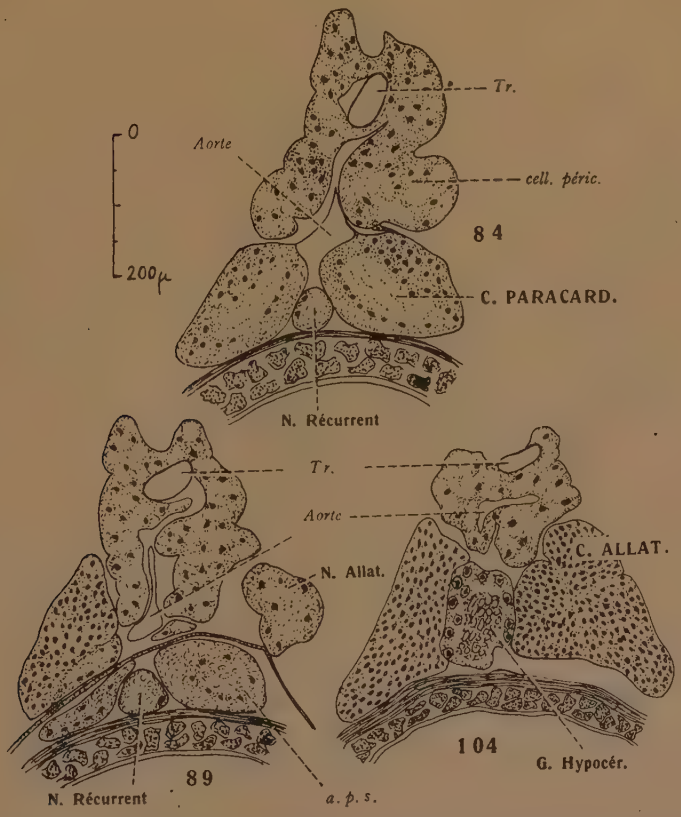


Fig. 15. — *Blatta orientalis*, coupes transversales ; coloration hématéine-éosine. Coupe 84 au niveau des corps paracardiaques. Coupe 89 au niveau des nerfs allates. Coupe 104 au niveau des corps allates. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *cell. péric.* : cellules péricardiales ; *Tr.* : trachées.

autres groupes : fibres nerveuses, petites cellules gliales, grandes cellules chromophobes et grandes cellules chromophiles. Les fibres nerveuses, réunies dans le nerf basal, constituent la partie centrale du corps. Tout autour, et principalement dans la partie dorsale, se disposent les éléments cellulaires. Les formations osmiophiles, prolongements et gouttes de sécrétion, sont particulièrement abondantes à la surface, que ce soit la surface intra-vasculaire ou la surface extra-vasculaire (fig. 16). Les cellules chro-

mophiles et les formations osmiophiles existent également, fait unique chez les Insectes, à la surface des anastomoses paracardio- et allato-sympathiques, du ganglion hypocérébral, et même du nerf œsophagien (fig. 16). A la surface des corps allates on observe de très nombreuses formations osmiophiles. Ce fait coïncide d'ailleurs avec la teinte générale blanc bleuté qui déborde les corps paracardiaques et existe plus ou moins nettement sur tous les éléments du complexe.

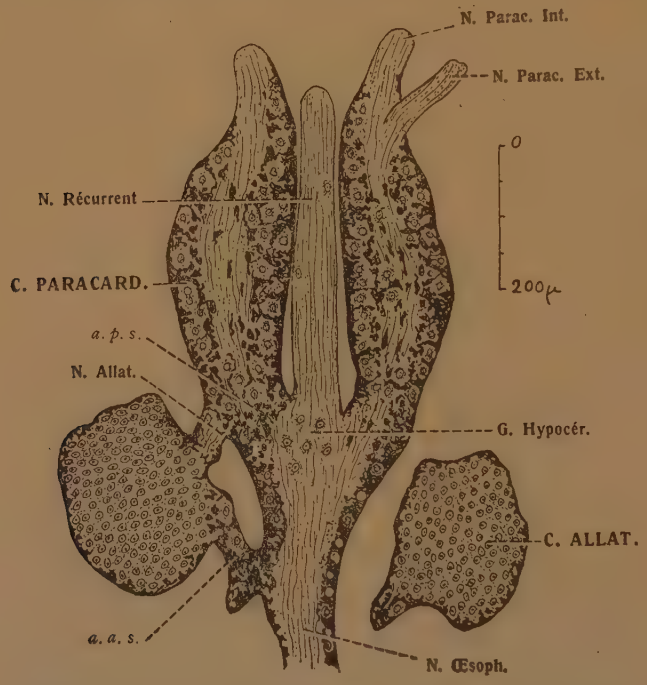


Fig. 16. — *Blatta orientalis*, coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. Remarquer la substance chromophile à la surface de presque toutes ces formations. Les corps paracardiaques sont traversés par les nerfs basaux. *a. a. s.* et *a. p. s.* : anastomoses allato-sympathiques et paracardio-sympathique.

La structure des corps allates, mise à part leur surface osmiophile, est classique : nombreuses petites cellules disposées de façon homogène. Des fibres nerveuses, provenant des nerfs allates, s'y arrêtent pour les innerver. Quelques-unes cependant les traversent pour former les nerfs issus, en apparence seulement, des corps allates.

Le trajet intracérébral des nerfs paracardiaques internes est relativement facile à reconstituer sur les coupes sériées, ainsi que l'a déjà fait Hanström. Il correspond exactement à celui que l'on observe chez tous les Insectes et qui est représenté sur la figure 1. Les origines de ces nerfs se trouvent dans la *pars intercerebralis*, entre les deux nerfs ocellaires. La figure 17 représente une coupe horizontale, d'ailleurs légèrement asymétrique, d'un cer-

veau de Blatte. On y voit très nettement les *corpora pedonculata* recouverts par les « Globulizellen » à petit noyau très foncé ; entre les deux pédoncules récurrents (p. r.) se trouve la *pars intercerebralis* où l'on voit un peu en avant et en dedans des nerfs ocellaires coupés transversalement (n. o. l.) l'origine des nerfs paracardiaques internes. Ceux-ci se dirigent d'arrière en avant et de haut en bas pour s'entrecroiser à la partie antérieure du cerveau.

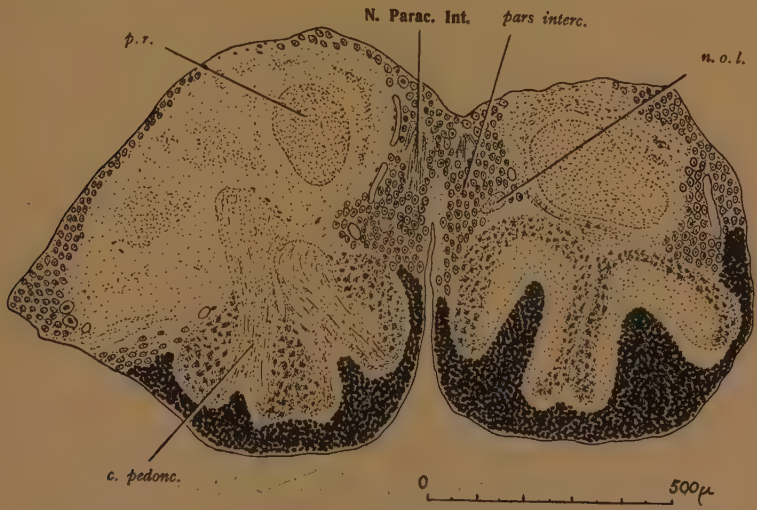


Fig. 17. — *Blatta orientalis*, coupe horizontale du cerveau, plus haute à droite qu'à gauche ; coloration hématéine-éosine. Cette coupe est destinée à montrer la situation, dans la *pars intercerebralis*, des cellules dont les fibres forment les nerfs paracardiaques internes ; *c. pédonc.* : corps pédonculé ; *n. o. l.* : nerf ocellaire ; *p. r.* : pédoncule récurrent.

En résumé, le système endocrino-sympathique des Blattes est caractérisé par :

— un *nervus connectivus* allant au ganglion frontal,
— un ganglion hypocérébral mal limité,
— un seul nerf œsophagien,
— deux corps paracardiaques et deux corps allates bien individualisés,
— de multiples et importantes anastomoses sympathiques,
— une substance chromophile débordant largement les corps paracardiaques et recouvrant la surface des autres formations.

2. Mantes.

Ce groupe a été beaucoup moins étudié que le précédent. Police (1910) paraît avoir été le premier à décrire le complexe rétrocérébral : il individualise un système sympathique impair (ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf et ganglion ventriculaire), un système pair

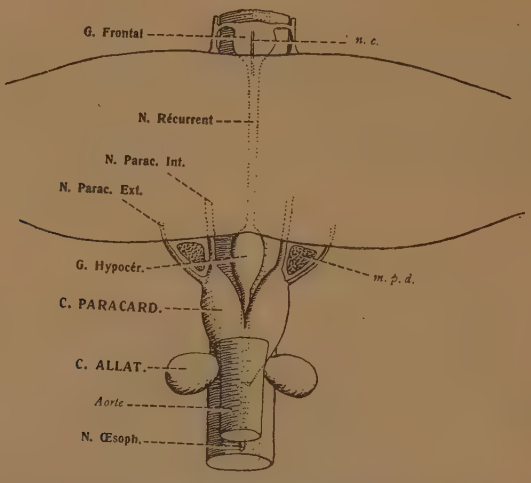


Fig. 18. — *Mantis religiosa* ; schéma général, vue dorsale. L'aorte est sectionnée au-dessus des corps paracardiaques. *n. c.* : *nervus connectivus* ; *m. p. d.* : muscle pharyngien.

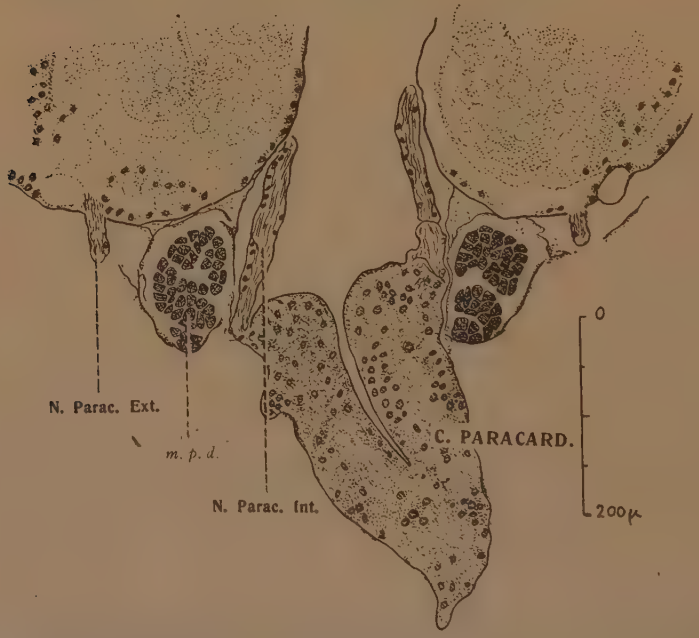


Fig. 19. — *Empusa pauperata*, grande larve. Coupe horizontale ; trichrome de Masson. Remarquer les corps paracardiaques fusionnés en arrière, les nerfs paracardiaques internes et la racine cérébrale des nerfs paracardiaques externes. *m. p. d.* : muscles pharyngiens.

comprenant deux paires de « ganglions ». Il décrit en outre une paire de nerfs allant du cerveau aux « ganglions antérieurs » et qui correspondent aux nerfs paracardiaques internes. Malmsten (1939), sous la direction de Hanström, observe en plus une paire de « *nervi corporis cardiaci II* » (nerfs paracardiaques externes). Il décrit également l'origine et le trajet intracérébral des nerfs internes. Tous ces travaux ont été exécutés chez *Mantis religiosa*.

Mes recherches ont porté principalement sur *Mantis religiosa* L., mais aussi sur *Empusa pauperata* Rossi.

Le sympathique impair ressemble beaucoup à celui des Blattes, mais le

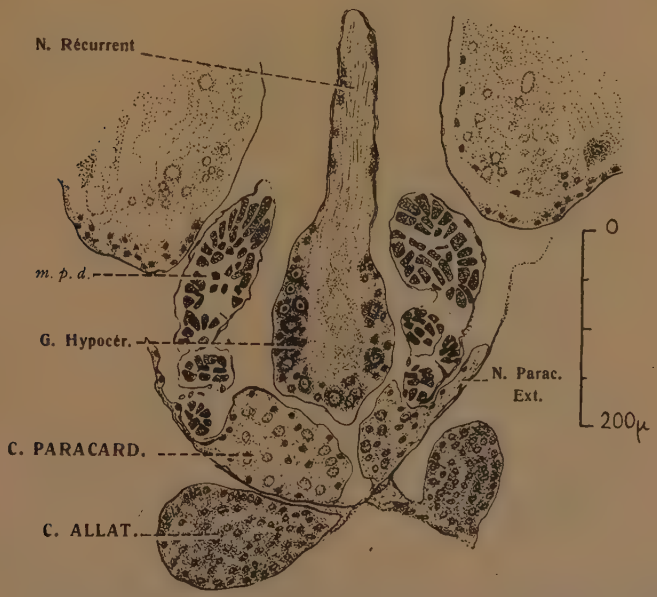


Fig. 20. — *Empusa pauperata*, grande larve. Coupe horizontale passant à un niveau plus bas que la précédente. Nerf récurrent et ganglion hypocérébral bien développé, corps allates et nerfs paracardiaques externes.

ganglion hypocérébral est bien individualisé et assez volumineux. Il existe un *nervus connectivus*.

Par contre les glandes rétrocérébrales sont bien différentes (fig. 18). Les corps paracardiaques, situés dans la paroi aortique ventrale, sont fusionnés par leurs moitiés postérieures (fig. 18 et 19). Les extrémités antérieures sont renflées, si bien que, sur le frais où ces corps se reconnaissent facilement grâce à leur teinte, l'ensemble revêt l'aspect d'un cœur de carte à jouer à pointe située en arrière. Le ganglion hypocérébral est situé dans l'échancrure antérieure, donc entre les deux portions paires des corps paracardiaques. Les deux paires de nerfs paracardiaques sont bien distinctes et sont séparées l'une de l'autre par des muscles pharyngiens.

Les corps allates sont ovoïdes. L'extrémité interne est effilée et rejoint la

partie latéro-postérieure du corps paracardiaque correspondant, sans qu'un nerf allate s'individualise nettement (fig. 18 et 20).

La structure des corps paracardiaques ne présente aucune particularité. A l'inverse des Blattes, la substance chromophile ne déborde pas leurs limites et ne se localise pas sur d'autres formations. Les corps allates sont formés par de nombreuses cellules d'un même type, dans lesquelles il est facile de mettre en évidence de fines mitochondries (fig. 21).

L'innervation des glandes se fait par les deux paires de nerfs paracardiaques ainsi que l'a montré Malmsten. Dans les corps paracardiaques les

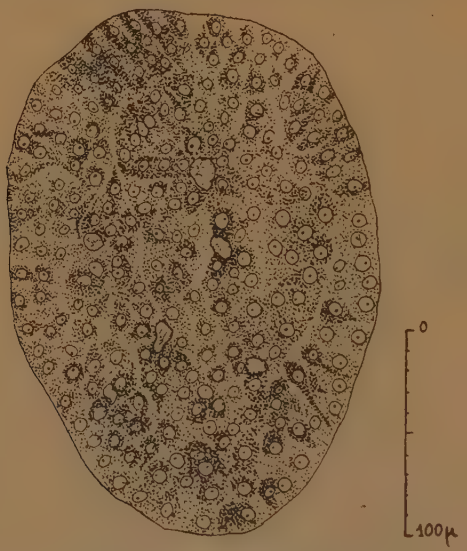


Fig. 21. — *Mantis religiosa* ; corps allate ; Champy-hématoxyline. Nombreuses petites mitochondries.

fibres nerveuses sont disséminées sans constituer de nerf basal. Les anastomoses sympathiques sont très réduites. Je n'ai pas observé de collatérale externe.

Ce groupe est donc caractérisé par :

— un sympathique impair primitif (*nervus connectivus*, un seul nerf œsophagien), mais à ganglion hypocérébral net,

— deux paires de nerfs paracardiaques,

— deux corps paracardiaques trapus fusionnés en arrière,

— deux corps allates avec nerfs allates très réduits.

3. Isoptères.

Le système endocrino-sympathique des termites a déjà été étudié par Holmgren (1909), Strindberg (1913), Pflugfelder (1938) et Hanström (1940). Le premier auteur s'était surtout intéressé aux corps allates ; il

avait même observé leur hyperplasie considérable chez les reines, mais avait parlé d'une « hypertrophisch degenerierten Bildung ».

Pflugfelder s'est attaché principalement à la description histologique et à des données quantitatives sur le volume des corps allates et de leurs noyaux dans les différentes castes et aux différents âges. Il n'avait pu mettre en évidence dans les corps paracardiaques des cellules osmiophiles, faute de l'utilisation des techniques appropriées. Mais il confirme l'hyperplasie considérable de ces formations chez les reines. Ses recherches avaient porté sur *Termes Redemani* de Ceylan, *Termes* sp. de Sumatra, et *Microcerotermes amboïnensis* des Moluques.

Hanström découvre et décrit la seconde paire des « *nervi corporis cardiaci* » chez *Mastotermes darwiniensis*.

J'ai repris cette étude sur nos termites français *Calotermes flavicollis* F. et *Reticulitermes lucifugus* Rossi trouvées en abondance dans la région de Banyuls. Le complexe rétrocérébral (fig. 22) y est situé à une certaine distance du cerveau. Comme il est de règle, les corps paracardiaques sont très visibles sur le frais grâce à leur teinte blanc bleuté, tandis que les corps allates sont presque invisibles et n'apparaissent qu'après fixation.

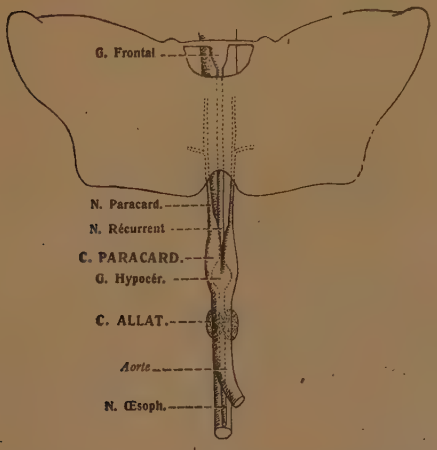


Fig. 22. — *Calotermes*, schéma général. La partie inter cérébro-paracardiaque de l'aorte a été enlevée.

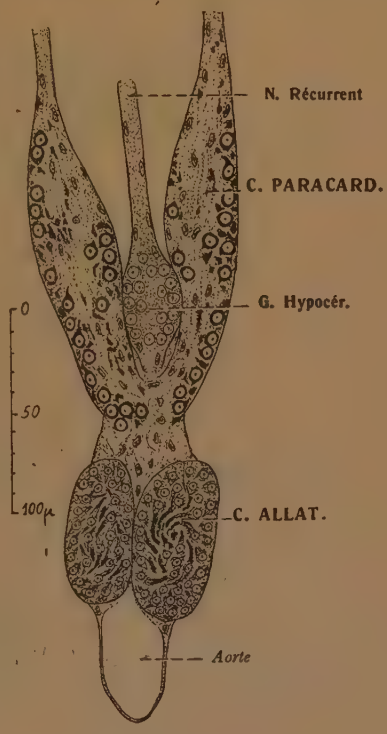


Fig. 23. *Calotermes*, coupe horizontale, Champy-hématoxyline.

Le sympathique impair est très analogue à celui des Blattes : ganglion frontal bien développé avec *nervus connectivus* le reliant au protocerebrum, nerf récurrent et nerf œsophagien impair. Mais le ganglion hypocérébral est nettement individualisé, avec une couche de cellules ganglionnaires entourant un neuropile central.

Les corps paracardiaques, toujours situés dans la paroi aortique sont en contact étroit avec le ganglion hypocérébral et se fusionnent en arrière de lui (fig. 23). Ils sont très riches en fibres nerveuses et les cellules chromophiles sont moins abondantes que dans les autres groupes. Par contre les petits éléments interstitiels du type glial sont assez nombreux.

Immédiatement en arrière d'eux, à une vingtaine de μ de distance, sont placés, à peu près symétriquement les deux corps allates, formations ovoïdes mesurant environ 80 × 40 μ. Leur situation est très particulière

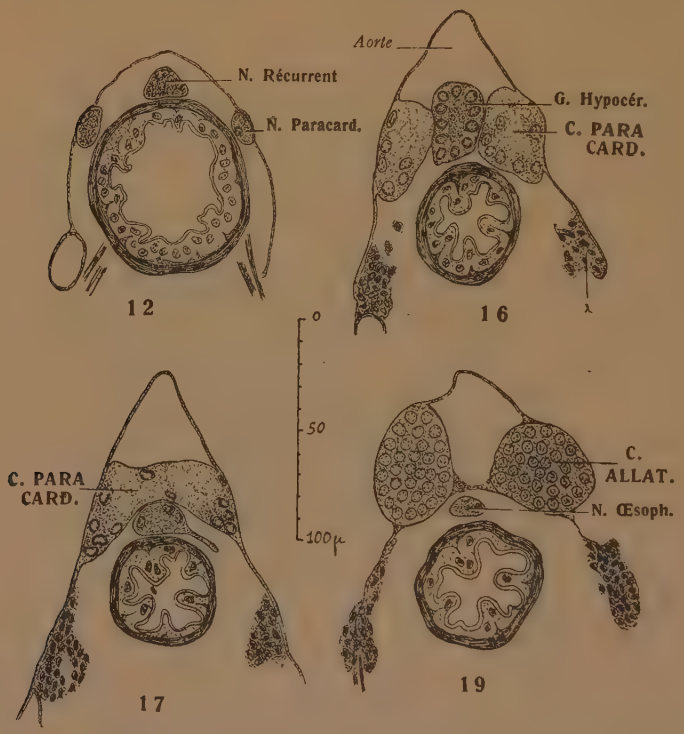


Fig. 24. — *Reticulitermes*, coupes transversales sériées, coloration trichrome de Masson. *x* : amas de cellules sanguines.

(fig. 23 et 24). Ils se trouvent en effet sur le même plan horizontal que les corps paracardiaques et paraissent être inclus dans les portions latéro-inférieures de la paroi aortique. Ils font saillie à la fois à l'intérieur et à l'extérieur de l'aorte, et cela sur toute leur longueur.

Hanström (1940) a décrit chez *Mastotermes darwiniensis* une position quelque peu différente, les corps allates n'étant en rapport avec l'aorte que par leur extrémité antérieure, la postérieure étant placée beaucoup plus latéralement. Il semble s'agir là d'une situation très primitive, proche de celle que l'on observe chez les Blattes. On sait d'ailleurs que les *Mastoter-*

mitidæ paraissent être les Isoptères les plus primitifs et se relient aux Blattes par la nervation alaire et le grand nombre de tubes de Malpighi.

Une autre particularité des corps allates des termites réside dans la structure de leurs cellules. Celles-ci sont fusiformes (fig. 23), l'une de leurs extrémités reposant sur la paroi externe, l'autre, plus allongée et fortement chromophile s'enroulant en tourbillon dans le centre de l'organe. Cette structure rappelle celle des Embioptères où ces cellules possèdent également une extrémité distale chromophile, mais où elles sont disposées radiairement et non en tourbillon (voir la figure 29).

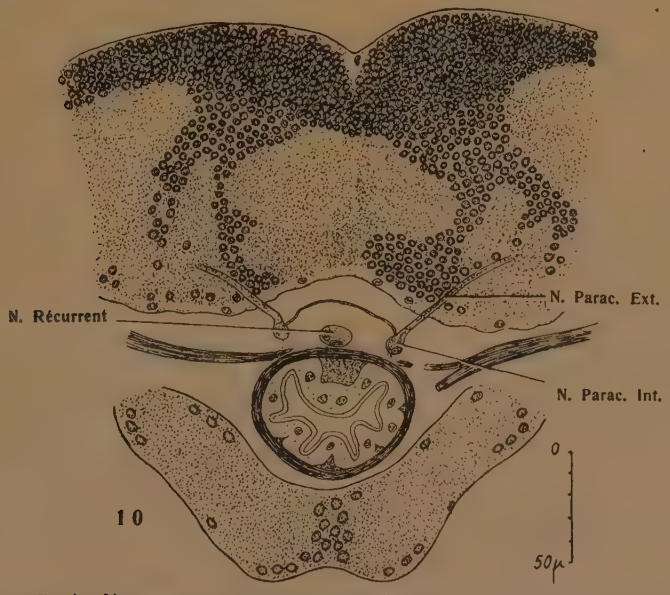


Fig. 25. — *Reticulitermes*, coupe transversale (même série que la figure précédente, nº 10) au niveau des nerfs paracardiaques externes qui confluent avec les nerfs paracardiaques internes. Remarquer le trajet intracérébral des premiers.

Sur coupes transversales (fig. 24) les parois latérales de l'aorte se prolongent vers le bas au delà des corps paracardiaques ou allates, jusqu'au niveau du tentorium où elles se perdent dans des amas trachéens. Dans cette région on observe un organite pair, appendu aux prolongements aortiques, et riche en noyaux. En raison de sa situation on peut se demander s'il n'est pas en rapport avec les glandes sus-jacentes et s'il n'a pas de fonction analogue. En réalité un examen attentif montre qu'il s'agit probablement de formations globuligènes ; il n'existe pas de limite nette et on observe assez souvent des leucocytes qui s'en détachent.

Les glandes rétrocérébrales sont innervées par deux paires de nerfs paracardiaques. Les nerfs internes, paramédians, se détachent de la face inférieure du cerveau, dans sa partie tout à fait antérieure, et longent la paroi supérieure, puis latérale, de l'aorte. Sous la partie postérieure du proto-

cérébrum ils se fusionnent avec les nerfs paracardiaques externes qui proviennent de la région des *corpora pedonculata* et n'ont qu'un très court trajet extracérébral (fig. 25). Le tronc commun de ces nerfs continue alors la direction générale des premiers et se jette dans la partie antérieure du corps paracardiaque correspondant. Là, les fibres se dissocient plus ou moins. Certaines innervent le corps paracardiaque lui-même, d'autres le traversent complètement, se mélangeant en arrière aux fibres homologues venant du côté opposé, puis se jettent dans les corps allates, à leur face interne. Les nerfs allates sont donc très courts et mal individualisés.

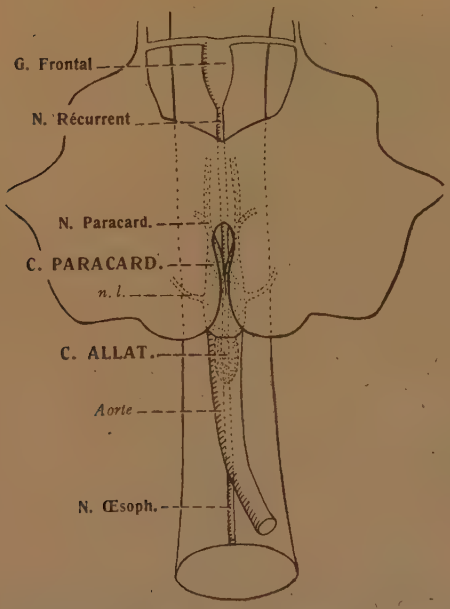


Fig. 26. — *Monotylota*, schéma général. Un seul corps allate médian. *n. l.* : nerf latéral issu des corps paracardiaques.

Les caractères généraux des formations endocrino-sympathiques des Isoptères sont en résumé les suivants :

— nerf œsophagien unique et impair,

— ganglion hypocérébral bien individualisé,

— deux corps allates situés symétriquement dans la paroi ventrale de l'aorte,

— deux paires nettes de nerfs paracardiaques.

4. Embioptères.

Je n'ai pas trouvé mentionnées dans la littérature les glandes rétro-cérébrales des *Embiidæ*. Hanström (1940) en étudie le cerveau sur des exemplaires provenant de la France méridionale, mais non les glandes.

Le matériel que j'ai utilisé consiste en des *Monotylota Ramburi* R. K., récoltées soit à Banyuls, soit aux environs de Montpellier, localités où elles sont abondantes. La petite taille de ces insectes rend les dissections difficiles, mais elles sont toutefois possibles.

Le sympathique impair (fig. 26 et 27) est très simple et se rapproche beaucoup de celui des Blattes : à un ganglion frontal bien développé et possédant un *nervus connectivus* fait suite un nerf récurrent, puis un nerf œsophagien unique. Au-dessous de la partie postérieure du cerveau, sur un trajet de 150 μ environ, ce tractus nerveux s'épaissit et contient d'assez nombreuses cellules ganglionnaires représentant un ganglion hypocérébral diffus analogue à celui des Blattes. Plus en arrière, au début du segment prothoracique existe un ganglion véritable, probablement homologue du ganglion gastrique (ou ventriculaire), et au delà duquel le nerf se poursuit, toujours situé sur la face dorsale du tube digestif.

Les corps paracardiaques sont placés au-dessous du sillon qui sépare les deux lobes protocérébraux. Ils sont assez trapus, situés dans les parois latérales de l'aorte et se fusionnent en arrière dans la paroi ventrale de celle-ci (fig. 28, coupe 22). Ils sont étroitement appliqués contre la zone ganglionnaire du nerf récurrent. Ils contiennent quelques noyaux, de 8 à 10 μ de diamètre, situés en général à la périphérie. Le centre du corps paracardiaque est formé de fibres nerveuses et de formations chromophiles serrées.

Le corps allate unique est lui aussi entièrement contenu dans la paroi ventrale de l'aorte. Il est ovale et aplati dorso-ventralement. Ses axes chez la femelle adulte mesurent environ 40 et 75 μ. Les noyaux sont là encore disposés à la périphérie (fig. 29). Les cytoplasmes paraissent avoir une

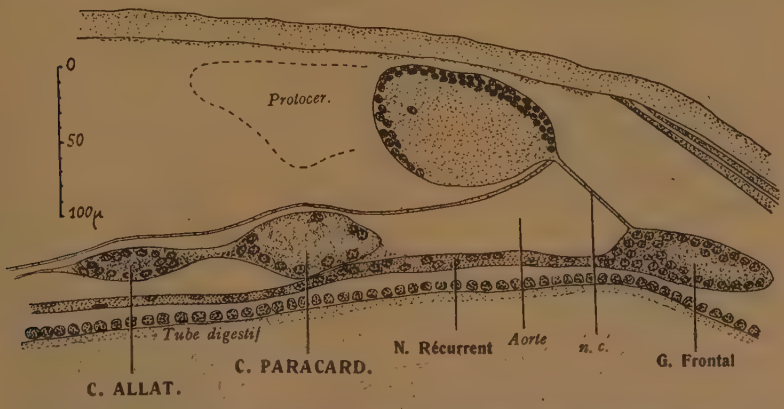


Fig. 27. — *Monotylota*, coupe sagittale, coloration hématéine-éosine. Les lobes protocérébraux sont situés en projection. *n. c.* : *nervus connectivus*.

disposition radiaire, les extrémités distales des cellules convergeant au centre du corps allate sous forme de bâtonnets cylindriques prenant très fortement l'hématoxyline après fixation osmiée. Je reviendrai sur cette disposition à propos de la cytologie générale de ces formations.

Entre les corps paracardiaques et le corps allate la paroi ventrale de l'aorte se rétrécit légèrement et contient des fibres nerveuses constituant un nerf allate rudimentaire. Entre ces fibres le tissu interstitiel est très large et dessine de grandes vacuoles (fig. 28, coupe 25).

A la partie antérieure de chaque corps paracardiaque arrive un nerf assez volumineux, mesurant 5 à 6 μ de diamètre, logé dans la paroi latérale de l'aorte et se formant sous le cerveau à partir de deux racines : le nerf paracardiaque externe venant de la partie antérieure des *corpora pedonculata*, le nerf paracardiaque interne qui a la même direction générale que celle du tronc commun et naît de la face inférieure du cerveau dans sa partie tout à fait antérieure.

Les corps paracardiaques échangent en outre quelques fibres nerveuses avec la partie ganglionnaire du nerf récurrent. Il est difficile de préciser

le sens de ces fibres. Par ailleurs, de chaque corps paracardiaque se détache latéralement un nerf ténu qui contourne l'œsophage en se dirigeant un peu en avant le long d'une trachée ; j'ai pu le suivre jusqu'au milieu des muscles sous-tentoriaux.

Le système rétro-cérébral des *Embiidæ* possède donc les caractères suivants :

— ganglion hypocérébral non individualisé,

— un seul nerf œsophagien,

— deux paires nettes de nerfs paracardiaques,

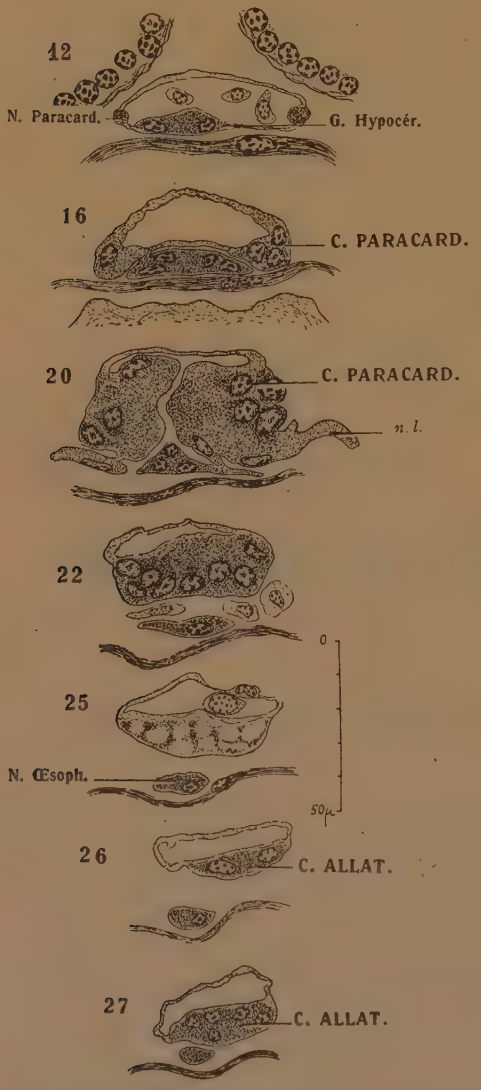


Fig. 28. — *Monotylota*, coupes transversales sériées. Coloration trichrome de Masson. *n. l.* : nerf latéral issu des corps paracardiaques.

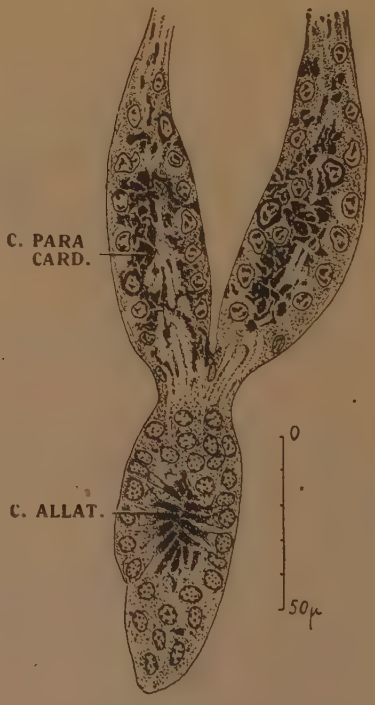


Fig. 29. — *Monotylota*, coupe horizontale, Champy-hématoxyline. Le ganglion hypocérébral n'est pas représenté.

— deux corps paracardiaques fusionnés à leur extrémité postérieure,
— un seul corps allate situé intégralement dans la paroi ventrale de l'aorte.

CHAPITRE V

ORTHOPTÉROÏDES (PLÉCOPTÈRES, PHASMES, ORTHOPTÈRES) ET DERMAPTÉROÏDES

1. Plécoptères.

Nabert (1913) signale des corps allates pairs, reliés à des « ganglions pharyngiens », chez *Perla maxima*. Wu (1923) mentionne chez *Nemura vallicularia* deux petits ganglions latéraux (probablement corps paracardiaques), en relations avec le ganglion hypocérébral. Helson (1925) fit des constatations du même ordre chez *Stenoperla prasina*.

C'est à Hanström (1940) que nous devons le travail le plus complet sur ce groupe. Il a en effet étudié ces formations chez *Nemura variegata*, *Chloroperla virens*, *Isopteryx burmeisteri* et *Dinocras cephalotes*.

N'ayant pu me procurer suffisamment d'exemplaires de Plécoptères, je ne peux apporter des observations personnelles, et la description qui va suivre sera basée uniquement sur les travaux de Hanström, dont certaines figures sont reproduites.

D'après cet auteur, il existe deux types de complexes rétrocérébraux, qu'il nomme type I (*Nemura*) et II (*Chloroperla* et autres espèces).

Le type I n'a été constaté que chez *Nemura* ; il est caractérisé par un corps allate impair et asymétrique. Les deux corps paracardiaques sont fusionnés sur la ligne médiane et contiennent de nombreuses formations chromophiles.

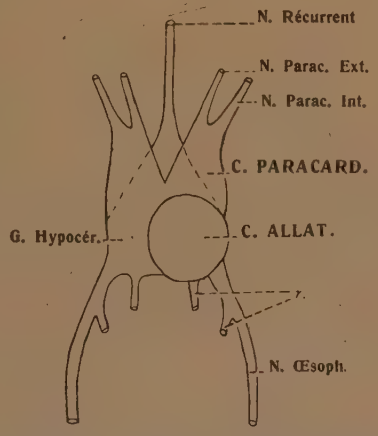


Fig. 30. — *Nemura* ; schéma d'après Hanström. Corps allate impair, nerfs œsophagiens pairs. *r* : rameaux sympathiques.

Ils sont innervés par deux paires de nerfs. Les nerfs paracardiaques internes proviennent de cellules de la *pars intercerebralis* qui ont une position analogue à ce que l'on observe chez les groupes précédents ; ils s'entrecroisent à la partie antérieure du cerveau et en sortent à sa partie inférieure. Les nerfs paracardiaques internes se détachent du cerveau plus en dehors, mais se jettent dans les corps paracardiaques plus près de la ligne médiane (fig. 30 et 31).

La partie postérieure des corps paracardiaques est fusionnée avec un volumineux ganglion hypocérébral si bien que, à ce niveau, les trois organes ne forment qu'une seule masse. Au-dessus d'elle et en position

asymétrique, se trouve le corps allate impair dont la paroi supérieure est en contact intime avec l'aorte.

Il n'y a pas de nerfs allates nettement individualisés, le contact étant direct

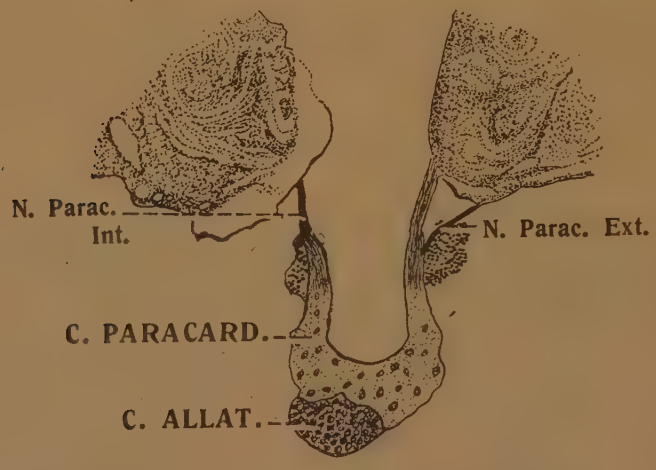


Fig. 31. — *Nemura* ; coupe horizontale (calque d'une microphotographie de Hanström).

entre corps allates et corps paracardiaques. De l'extrémité postérieure du ganglion hypocérébral partent deux nerfs œsophagiens qui se terminent, comme Helson (1935) l'a constaté chez *Stenoperla*, par deux ganglions ventriculaires.

A ce type appartiennent également *Nemura vallicularia* étudiée par Wu, et *Stenoperla prasina* étudiée par Helson.

Le type II, observé par Hanström chez *Cephalotes*, *Chloroperla* et *Isopteryx*, est bien différent (fig. 32 et 33). Il est caractérisé par un nerf œsophagien impair et des corps allates pairs. Les corps paracardiaques ressemblent à ceux du type I ; ils constituent également la paroi aortique et sont innervés par deux paires de nerfs. Leurs extrémités postérieures sont également fusionnées avec le ganglion hypocérébral, qui se prolonge en arrière par un seul nerf œsophagien. De chaque corps paracardiaque part latéralement un nerf allate se jetant dans le corps allate correspondant. De l'extrémité inférieure du corps allate part un nerf qui se dirige ventralement et va probablement

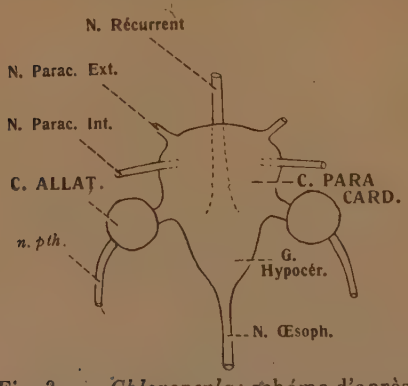


Fig. 32. — *Chloroperla* ; schéma d'après Hanström. Corps allates pairs avec nerfs prothoraciques (*n. pht.*), nerf œsophagien impair.

innerver quelques muscles du prothorax après s'être anastomosé avec un rameau venant du connectif situé entre le ganglion sous-œsophagien et le ganglion prothoracique. Il est probable que les fibres de ce nerf prothoracique proviennent du ganglion hypocérébral.

Fig. 33. — *Isopteryx* ; coupe transversale (calque d'une microphotographie de Hanström).

Si l'on compare ces deux types, entre lesquels Hanström ne trouve aucun intermédiaire, on constate que le type II réunit les caractères les plus primitifs (nerf œsophagien impair, corps allates pairs) alors que le type I réunit des caractères plus évolués (deux nerfs œsophagiens, corps allate impair sous-aortique). Ils s'opposent donc nettement : le type II rappelle ce que l'on observe chez les Blattes et les Mantes, le type I annonce ce que l'on trouve chez les Dermaptères.

2. Phasmes.

Les Phasmes ont fait l'objet de multiples travaux en raison de la facilité de leur élevage. Aussi leurs glandes endocrines ont été particulièrement étudiées. C'est Heymons (1897) qui s'en occupa le premier, les décrivit et, en raison de ses constatations embryologiques, créa la dénomination de *ganglia allata*. Il reconnut par la suite (1899) la structure vésiculaire de ces formations et les nomma alors *corpora allata*. De Sinety (1899-1901) étudia les éléments « sympathiques » céphaliques et plus spécialement les « ganglions antérieurs » (corps paracardiaques) ; puis ce fut Police (1910) ainsi que je l'ai mentionné dans le chapitre d'historique générale.

Nabert (1913) étudia en détail les corps allates de *Bacillus Rossii* et de *Carausius (Dixippus) morosus*. Il les décrit à la limite de la tête et du thorax, en position asymétrique, le gauche plus en avant, au voisinage immédiat de la partie postérieure du « ganglion pharyngien », toujours près l'un de l'autre, en rapport avec le système sympathique, les cellules péricardiales et les trachées. Il précisa leur structure interne : formation

centrale constituée par des couches concentriques, puis « Schichtcomplex » formé de couches identiques et de grains, enfin couche cellulaire épithéliale périphérique.

Pflugfelder (1937-1940), dans une série de remarquables travaux, étudie la morphologie externe, la structure, le développement et la physiologie de ces glandes chez *Carausius*. D'après sa description de 1937 (voir la figure 34, reproduite d'après cet auteur), les corps paracardiaques sont

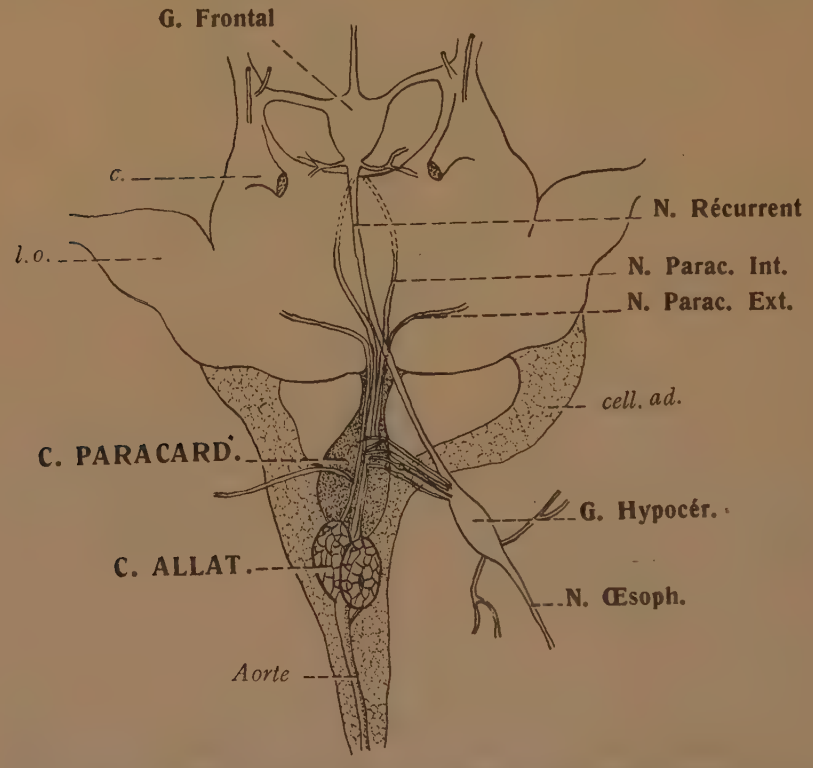


Fig. 34. — *Carausius morosus* ; schéma d'ensemble d'après Pflugfelder (1937), vue ventrale, le tube digestif étant enlevé. Remarquer les nombreuses anastomoses paracardio-sympathiques. *cell. ad.* : cellules du corps adipeux ; *c.* : connectifs péri-œsophagiens ; *l. o.* : lobe optique.

situés dans la paroi aortique et constituent deux formations allongées, renflées en arrière et contiguës sur leurs parties ventrales. Sur coupes transversales ils ont un aspect en parenthèses. Le nerf paracardiaque interne provient de la partie dorsocaudale de la *pars intercerebralis*, longe la face supéro-antérieure du cerveau, s'entre-croise avec son homologue, revient en arrière le long de la face inféro-postérieure du cerveau et sort de celui-ci à peu près au milieu de cette face. Après un long trajet sous-cérébral il aboutit au corps paracardiaque en constituant au-dessous de lui un plexus nerveux

assez dense qui s'anastomose avec le sympathique. La paire externe sort également de la face postéro-inférieure du cerveau, mais plus latéralement. Les nerfs passent sous les corps paracardiaques sans s'y arrêter et vont directement jusqu'aux corps allates. Cette disposition est donc très particulière ; elle n'existe chez aucun autre Insecte.

Pflugfelder (1937) est également le premier à décrire dans les corps paracardiaques des cellules pseudopodiques osmiophiles qui sont incontestablement des éléments sécréteurs. Il observe en outre dans la partie

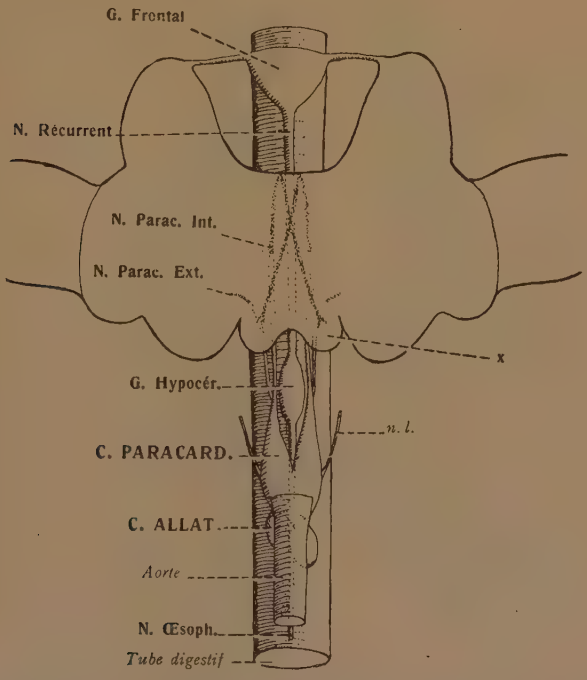


Fig. 35. — *Clonopsis gallica* ; schéma général, vue dorsale. L'aorte est coupée au-dessus des corps paracardiaques. Le trajet intracérébral des nerfs paracardiaques est figuré en pointillé dense. *n. l.* : nerf latéral allant dans la partie ventrale de la tête ; *x.* : lobes contenant les cellules originelles du nerf paracardiaque interne.

ventrale des corps paracardiaques de nombreuses cellules nerveuses, plus nombreuses encore chez la larve et l'embryon.

En 1940, Hanström, chez *Carausius morosus*, *Diaphemora femorata* et *Phyllium pulchrifolium*, confirme les constatations de Pflugfelder. Il homologue les nerfs latéraux de cet auteur à ses *nervi corporis cardiaci II* (nerfs paracardiaques externes), et pense que ces nerfs rejoignent, très en arrière, le plexus sous paracardiaque, avant de se jeter dans les corps allates. Il n'y aurait donc pas de différence fondamentale avec les autres Insectes. Par ailleurs, Hanström précise l'origine des nerfs internes dans la *pars*

intercerebralis et publie une belle photographie, dont la figure 40 est un calque. Je l'ai reproduite pour la comparer avec ce que l'on observe chez *Clonopsis*.

D'importantes recherches embryologiques ont été exécutées chez les Phasmes par Heymons (1899), par Leuzinger, Wiesmann et Lehmann (1926) et surtout par Pflugfelder (1937). Les corps allates apparaissent par invagination à partir de l'ectoderme, entre le segment mandibulaire et le premier

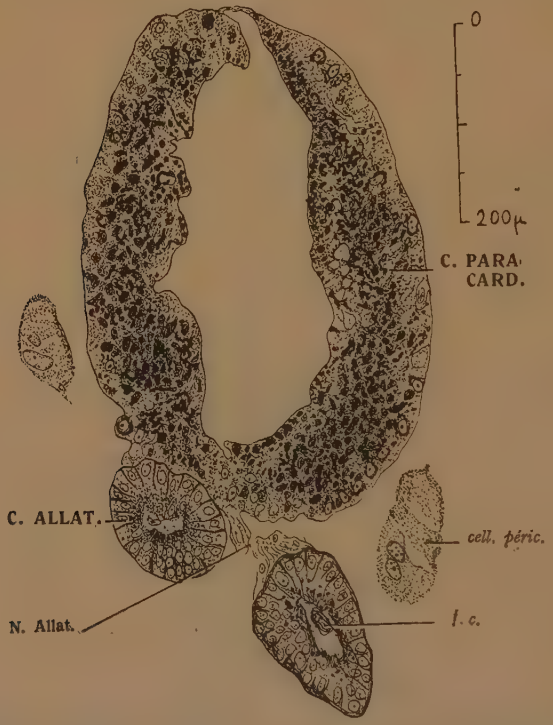


Fig. 36. — *Clonopsis gallica* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. Remarquer la situation asymétrique des corps allates. Dans celui de droite on voit la formation centrale. *cell. péric.* : cellules péricardiales ; *f. c.* : formation centrale.

segment maxillaire, puis subissent un déplacement pour aller au-dessus de l'œsophage. Les corps paracardiaques se développent à partir de la partie dorsale du stomodeum, au-dessous du ganglion hypocérébral, sous la forme de deux masses latérales qui remontent et sont enveloppées par les cardioblastes.

J'ai étudié, du point de vue morphologique seulement, des *Clonopsis gallica* Charp., que l'on trouve assez facilement dans les environs de Montpellier. Ce choix, déterminé par les facilités locales, fut assez heureux, puisque je pus trouver une structure intéressante à l'origine des nerfs para-

cardiaques, différente de ce qui avait été observé précédemment chez *Carausius*.

Le sympathique impair du *Clonopsis* comprend un volumineux ganglion frontal, sans *nervus connectivus*, un nerf récurrent, un ganglion hypocérébral bien individualisé et un seul nerf œsophagien (fig. 35).

Les corps paracardiaques sont situés dans la paroi aortique. Leurs parties ventrales sont particulièrement développées et renflées, plus ou moins fusionnées l'une à l'autre dans la région postérieure. Dans les parois latérales de l'aorte, les corps paracardiaques sont moins développés. A la partie supérieure, ils sont plus minces et leurs bords supérieurs sont unis par une lame aortique. Sur la figure 35, toute la partie dorsale a été supprimée afin de mieux montrer la région ventrale. Ils sont constitués exactement comme chez les autres Insectes par des cellules chromophiles et chromophobes (fig. 36). Je n'ai pas observé de cellules nerveuses ganglionnaires comme celles qu'a décrites Pflugfelder chez *Carausius*. Est-ce là une différence entre les deux genres ou bien Pflugfelder a-t-il pris de grandes cellules chromophiles mal imprégnées pour des éléments nerveux ?

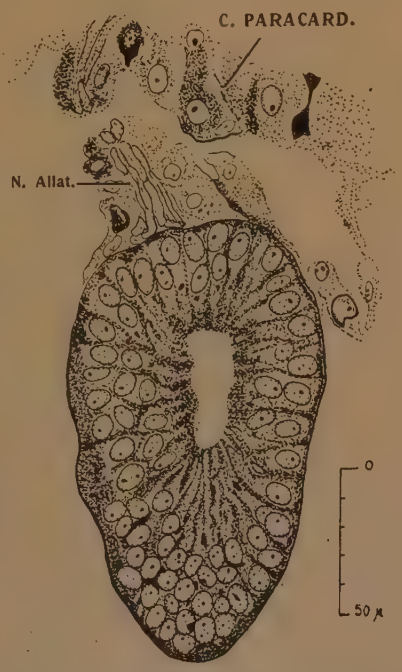


Fig. 37. — *Clonopsis gallica* ; détails d'un corps allate sur une coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. La coupe passe au-dessus de la formation centrale qui n'est donc pas représentée.

Le cas de *Clonopsis* est donc parfaitement régulier. Par ailleurs toute la partie ventrale des corps paracardiaques est occupée par un plexus nerveux qui sera décrit plus loin, homologue du nerf basal des Blattes et des Orthoptères.

Les corps allates, de petites dimensions (100 à 150 µ) sont situés très près l'un de l'autre en arrière des corps paracardiaques, entre le pharynx et l'aorte, en position asymétrique, le gauche étant toujours plus antérieur. Ils sont ovoïdes et, caractère très spécial aux Phasmes, ils sont creux (fig. 36 et 37). Autour d'une cavité centrale allongée (40 × 50 µ) est disposé un épithélium cylindrique assez haut (40 à 70 µ d'épaisseur) formé par des cellules allongées, effilées du côté de la cavité centrale. Leurs noyaux, situés vers la périphérie, mesurent en moyenne 10 µ dans leur grand axe. Ces cellules sont riches en mitochondries, en dictyosomes et en grains de sécrétion. Leur pôle apical est particulièrement foncé après fixation osmiée et présente des striations longitudinales qui font penser à une sécrétion endovacuolaire. Au pôle antérieur du

corps allate arrivent un grand nombre de fibres nerveuses accompagnées de cellules gliales, certaines pénètrent immédiatement dans l'organe, d'autres cheminent à sa surface et n'y pénètrent qu'en d'autres points. Au milieu de la cavité centrale se trouve une formation sans structure, « Zentralbildung » des auteurs allemands, entourée par une, deux ou trois fines lignes concentriques correspondant à des formations lamellaires qui ont été interprétées

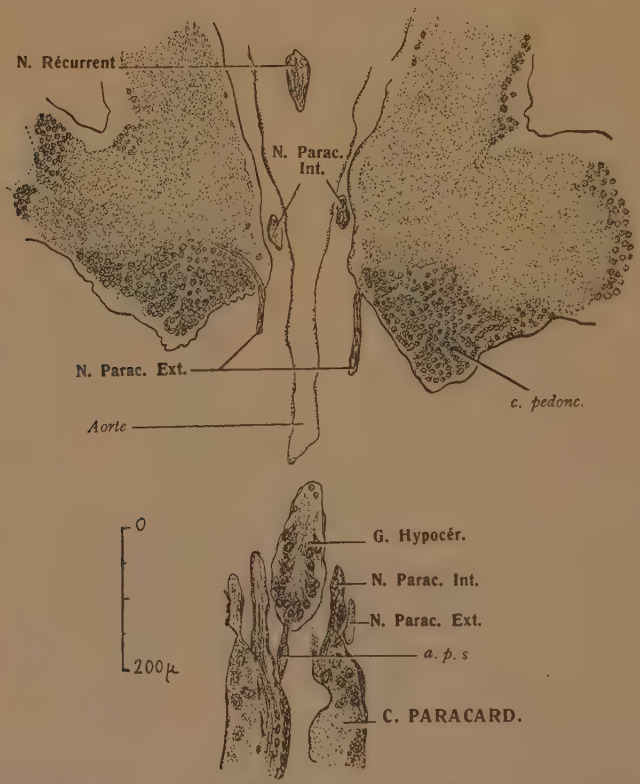


Fig. 38. — *Clonopsis gallica* ; dessin combiné d'après deux coupes horizontales, l'une passant dans le cerveau, l'autre dans le complexe rétro-cérébral (trichrome de Masson). On voit nettement les nerfs paracardiaques et l'origine du nerf paracardiaque externe gauche. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *c. pedonc.* : *corpus pedonculatum* (partie inférieure).

par Heymons comme des lamelles de chitine. Chez *Clonopsis* elles ne sont nettes que dans un petit nombre d'exemplaires.

Le contact entre les corps allates et le vaisseau dorsal n'est pas toujours très étroit et paraît variable. Il ne semble pas exister chez *Clonopsis* une différenciation spéciale de la paroi aortique au contact des corps allates, ainsi que Pflugfelder l'a décrit chez *Carausius* (« Durchlasszellen »).

L'innervation des glandes rétrocérébrales se fait par deux paires de nerfs paracardiaques nettement distinctes, qui se détachent de la face postéro-

inférieure du cerveau et vont parallèlement jusqu'à l'extrémité antérieure des corps paracardiaques (fig. 38). Le nerf interne pénètre dans la partie ventrale du corps paracardiaque et s'y résout en un plexus situé en partie dans ce dernier, en partie au-dessous. Il correspond au plexus sous-paracardiaque décrit par Pflugfelder et au nerf basal d'autres Insectes. Des anastomoses se font avec le ganglion hypocérébral sans que l'on puisse en préciser le sens. A la partie postérieure des corps paracardiaques, ce plexus est particulièrement dense et il se continue jusqu'au contact des corps allates.

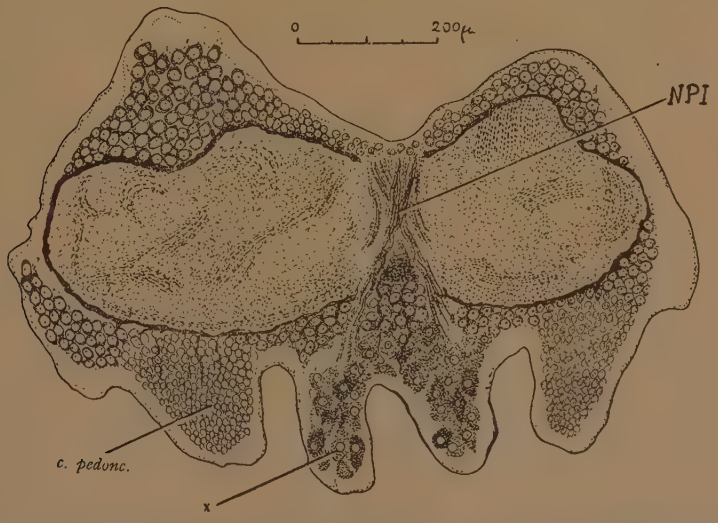


Fig. 39. — *Clonopsis gallica* ; coupe horizontale de la partie supérieure du cerveau ; Champy-hématoxyline. On voit nettement les deux lobes (*x*) donnant naissance aux nerfs paracardiaques internes, constitués par des cellules à cytoplasme abondant. Le trajet des nerfs paracardiaques internes et leur entrecroisement a été reproduit d'après les deux coupes immédiatement sus-jacentes. *c. pedonc.* : cellules du *corpus pedonculatum*.

Quelques fibres vont dans l'aorte dont elles assurent l'innervation. D'autres se détachent du plexus du côté externe et constituent un nerf latéral (n. l., fig. 35), qui va se perdre dans la partie ventrale de la tête.

Le trajet des nerfs paracardiaques externes s'est montré variable dans les différents exemplaires de *Clonopsis* que j'ai examinés. Chez certains il demeure individualisé sur la plus grande partie de son trajet, mais se jette dans le plexus sous-paracardiaque à la partie toute postérieure de celui-ci : des fibres vont dans le corps paracardiaque et d'autres vont directement dans le corps allate. C'est la disposition décrite par Hanström chez *Carausius*. Cependant, dans la plupart des cas, le nerf externe se jette beaucoup plus tôt dans le plexus, parfois presque au même endroit que le nerf interne.

Dans le cerveau, les nerfs paracardiaques ont un trajet absolument super-

posable à celui que l'on observe dans les autres groupes. Cependant le cerveau étant davantage incliné en arrière, l'origine des nerfs internes se trouve dans la partie dorso-caudale de la *pars intercerebralis*, ainsi que l'ont déjà constaté Pflugfelder et Hanström chez *Carausius*.

Mais il existe chez *Clonopsis* une particularité remarquable. Sur le bord postérieur du cerveau, entre les deux *corpora pedonculata*, se trouvent deux petits lobes allongés, fortement saillants (*x*, fig. 35 et 39) et nettement visibles sur les dissections. C'est en eux que prennent naissance les nerfs paracardiaques internes. Sur une coupe on voit qu'ils sont constitués par de grandes cellules nerveuses, à cytoplasme abondant, plus osmiophile que dans les autres éléments, riche en mitochondries et en grains de sécrétion

Fig. 40. — *Carausius morosus*; coupe frontale du cerveau au niveau de l'origine des nerfs paracardiaques internes (calque d'une microphotographie de Hanström). Comparer avec la figure précédente. *c. c.* : corps central ; *c. pedonc.* : *corpus pendonculatum* ; *cell. n. p. i* : cellules originelles du nerf paracardiaque interne.

hématoxylinophiles. Ces cellules sont bien différentes de celles qui sont situées en avant d'elles dans le cerveau. Par contre elles sont analogues à celles qu'a observées Hanström chez *Carausius* (fig. 40) mais qui sont incluses dans le cerveau et ne constituent pas de lobe particulier.

Cette disposition très spéciale, unique chez les Ptérygotes, se retrouve, nous le verrons plus loin, chez certains Aptérygotes (*Machilidæ* surtout). Chez ceux-ci les nerfs paracardiaques internes prennent naissance dans deux groupes extracérébraux de cellules nerveuses, les organes frontaux pairs, eux-mêmes homologues, d'après Hanström, à certaines glandes neuro-sécrétrices de Crustacés. Pour ne pas anticiper sur le chapitre XIII où sera décrit l'organe frontal pair des Aptérygotes, notons simplement cette rémanence, non pas même chez tous les Phasmes, mais chez un Phasme particulier, le *Clonopsis*, d'une disposition tout à fait primitive. Chez le Phasme la situation de l'organe a changé du fait de la bascule en arrière du cerveau : de frontal il est devenu occipital.

Quant aux nerfs paracardiaques externes, il est difficile de suivre leur trajet intracérébral. Ils contournent d'abord la partie inférieure des *corpora pedonculata* (fig. 38), puis paraissent remonter sur leur face externe jusqu'à leur origine dans les parties latérales du protocerebrum.

Les caractères principaux des organes endocrino-sympathiques céphaliques des Phasmes sont donc les suivants :

— sympathique impair bien développé, mais avec un seul nerf œsophagien et sans *nervus connectivus*,

— deux paires de nerfs paracardiaques bien individualisés sur presque tout leur trajet,

— deux nerfs paracardiaques situés dans les parois aortiques,

— deux corps allates asymétriques, vacuolaires, accolés contre les précédents,

— enfin, chez *Clonopsis* et non chez *Carausius*, les cellules d'origine des nerfs paracardiaques internes font saillie à l'extérieur du cerveau d'une façon analogue aux organes frontaux des *Machilidæ*.

3. Orthoptères.

Les Orthoptères ont été jusqu'à présent les Insectes les plus étudiés du point de vue endocrinien. Leur grande taille, la facilité des dissections expliquent ce fait et je ne saurais trop conseiller à ceux qui veulent se lancer dans ces travaux de commencer par eux. C'est sur les Orthoptères qu'ont porté les premières recherches destinées à décrire les différents éléments « sympathiques ». Ainsi qu'il a été mentionné dans l'historique général, ces premiers travaux furent ceux de Brandt (1831), de de Sinety (1899-1902), de Bordas (1900), de Pierantoni (1901) et de Police (1920). Tous ces auteurs décrivirent les glandes rétrocérébrales sous la dénomination de « sympathique pair ». Nabert (1913) étudia les corps allates de quelques Orthoptères. Weed (1936) en précisa la structure cytologique à propos de ses recherches expérimentales.

C'est surtout à de Lerma (1932-1937) que l'on doit des descriptions anatomiques et cytologiques précises, chez diverses espèces : *Locusta migratoria*, *Anacridium ægyptium*, *Dolichopoda Linderi* et *Gryllotalpa vulgaris*. Il précisa leur morphologie générale, décrivit leurs nerfs (il ne reconnut d'ailleurs qu'une seule paire de nerfs paracardiaques), et surtout nous fit entrevoir la structure complexe des *corpi faringei* (corps paracardiaques) dans lesquels il fut le premier à reconnaître les inclusions chromophiles et leur signification. Ander (1939) décrit ces formations chez *Raphidophora loricata*.

En 1940, Hanström découvrit la seconde paire de nerfs paracardiaques *(nervi corporis cardiaci II)* chez *Tachycines asynamorus* et *Stenobothrus bicolor*, et donna quelques précisions supplémentaires sur leur morphologie. Il reconnut en outre le trajet intracérébral des nerfs paracardiaques internes, situés en partie dans le « cordon chiasmatique » de Viallanes. M. Thomsen (1943) donna une description rapide et un schéma de ces organes chez *Tachycines asynamorus* et *Gryllus domesticus*. Avec

Guerrier (1946), j'ai étudié quelques autres espèces et montré l'existence dans les corps paracardiaques de cellules chromophiles analogues à celles que Pflugfelder avait vues chez les Phasmes.

Chez les Orthoptères, ainsi que chez les Phasmes, des recherches embryologiques ont pu être réalisées (Varricchio, 1935; Baden, 1936; Roonwal, 1937). Chez *Locusta migratoria*, Roonwal décrit l'apparition du système stomatogastrique dans un embryon d'environ 98 heures, système qui se forme à partir de trois aires impaires de la partie dorsale du stomodeum. Elles donneront plus tard : la première le ganglion frontal, la seconde le ganglion hypocérébral et les corps paracardiaques, la troisième les deux ganglions œsophagiens. Secondairement les ébauches des corps paracardiaques s'unissent au cœlome antennaire qui constituera l'aorte céphalique. Les corps allates apparaissent, ainsi que nous l'avons mentionné chez les Phasmes, par invagination de la paroi latérale du corps dans la région intersegmentaire située entre les segments mandibulaire et maxillaire. Il se forme alors deux vésicules dont la cavité disparaît et qui migrent en haut et en arrière vers leur situation définitive.

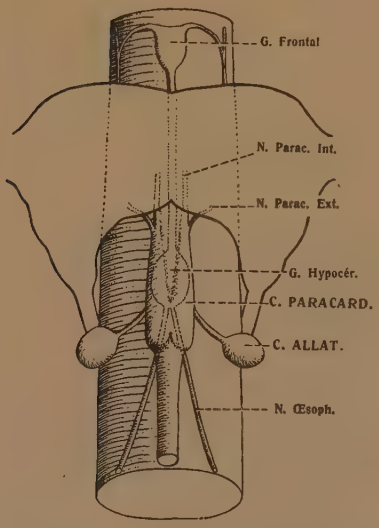


Fig. 41. — *Metrioptera albopunctata*; schéma général, vue supérieure.

Mes recherches, réalisées en partie avec la collaboration de Y. Guerrier (1946), ont porté sur les espèces suivantes :

Criquets : *Œdipoda miniata* (Pall.) et *O. cœrulescens* (L.).
Orthacantacris ægyptia (L.).
Calliptamus italicus (L.).
Sauterelles : *Phasgonura viridissima* (L.).
Metrioptera albopunctata (Goeze).
Tettigonia albifrons (F.).
Ephippiger bitterensis (Marq.).
Gryllides : *Gryllus campestris* (L.).
Gryllomorpha dalmatina (Ocsk.).
Gryllotalpa gryllotalpa (L.).

Le sympathique impair des Orthoptères est vraiment schématique et représente le meilleur type de ce système chez les Insectes. Au ganglion frontal, relié au cerveau par les connectifs labro-frontaux, et dépourvu de *nervus connectivus*, fait suite un nerf récurrent bien développé, qui aboutit en arrière du cerveau à un gros ganglion hypocérébral. De celui-ci partent deux nerfs œsophagiens, qui aboutissent dans le thorax aux ganglions ventriculaires. Les Orthoptères représentent donc le premier groupe où les nerfs œsophagiens sont constamment pairs — ou à peu près constamment,

puisqu'une exception a été constatée par Hanström (1940) et par M. Thomsen (1943) chez *Tachycines* qui ne possède qu'un nerf œsophagien impair.

Les corps paracardiaques pairs, fusionnés entre eux dans leur partie ventro-postérieure, sont situés dans les parois aortiques (fig. 41) chez les Criquets et les Sauterelles. Ils sont allongés, renflés en arrière, facilement reconnaissables sur le frais grâce à leur belle couleur blanc bleuté. Chez les Gryllides, et particulièrement chez *Gryllotalpa*, ils sont très allongés,

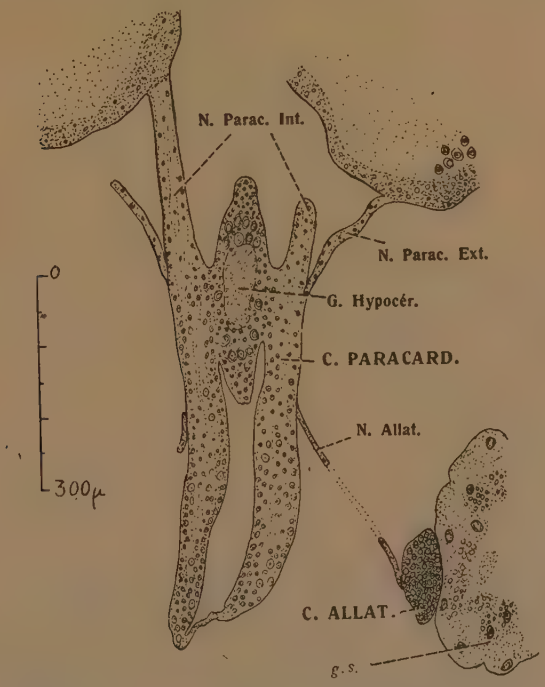


Fig. 42. — *Gryllus campestris*; coupe horizontale, coloration hématéine-éosine. Remarquer les deux paires de nerfs paracardiaques, l'anastomose paracardio-sympathique et la forme allongée des corps paracardiaques. Sur la droite et en bas est représentée une autre coupe, plus ventrale, montrant le corps allate et ses rapports étroits avec une glande salivaire (*g. s.*).

presque rubanés (fig. 42) et non renflés en arrière. Par leur face ventrale interne, ils sont en contiguïté avec le ganglion hypocérébral et échangent avec lui un contingent appréciable de fibres nerveuses.

Les corps allates sont réguliers, ovoïdes, situés de part et d'autre du pharynx, plutôt sur sa partie dorsale. Leur plan est nettement inférieur à celui des corps pharyngiens (fig. 41 ; voir aussi la fig. 3, p. 12). Ils sont reliés aux corps paracardiaques par une paire de nerfs allates bien visibles. Chez les Sauterelles et les Gryllides, ils sont situés en contact étroit avec les glandes salivaires, si bien qu'il est souvent difficile sur les dissections de séparer ces deux organes. Chez certaines Sauterelles (*Tachycines*, d'après

M. Thomsen) du pôle inférieur du corps allate part un nerf allant dans la partie ventrale de la tête. Chez *Gryllus*, ce nerf est également bien développé, s'entoure parfois d'une grappe de cellules cœlomiques et s'accole souvent à une trachée. Si bien que sur les dissections le corps allate peut

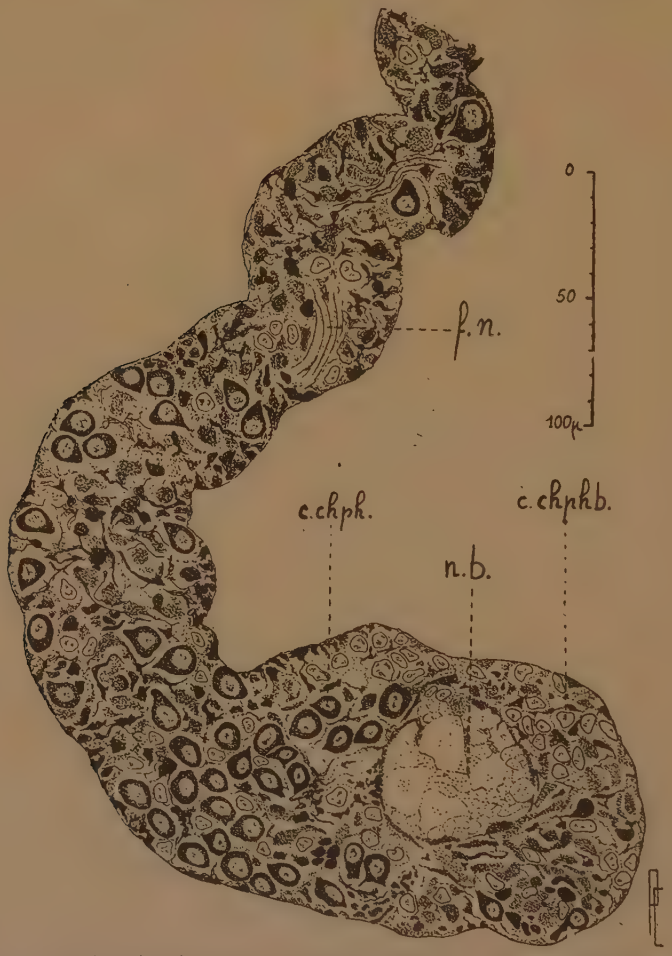


Fig. 43. — *Tettigonia albifrons*; coupe transversale d'un corps paracardiaque; Champy, imprégnation osmique. *c. chph.* : cellules chromophiles; *c. chphb* : cellules chromophobes; *f. n.* : fibres nerveuses innervant le corps paracardiaque; *n. b.* : nerf basal (d'après Cazal et Guerrier, 1946).

apparaître comme prolongé vers le bas par un volumineux appendice (observé déjà par M. Thomsen (1943)).

La structure des corps paracardiaques est relativement facile à étudier par les fixateurs osmiés et les imprégnations osmiques. Les deux types de cellules que Guerrier et moi avons décrits en 1946 sont très nets : cellules

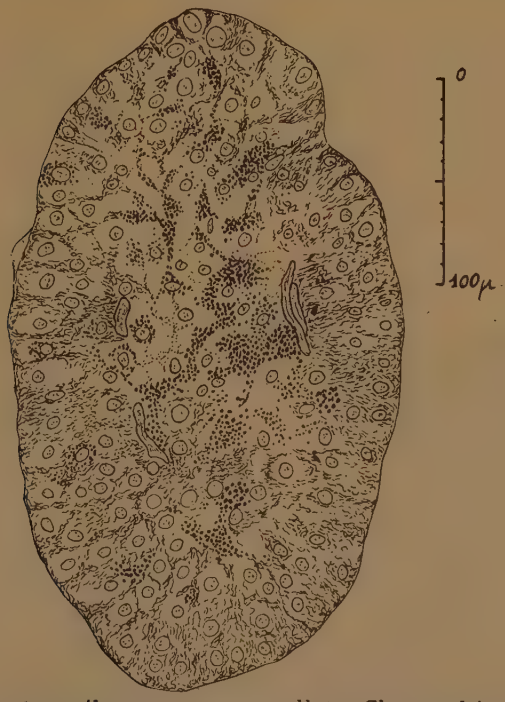


Fig. 44. — *Metrioptera albopunctata*, corps allate ; Champy-hématoxyline. Mitochondries filamenteuses dans les régions périphériques, grains de sécrétion dans la partie centrale. Remarquer également la présence de quelques fibres nerveuses éparses.

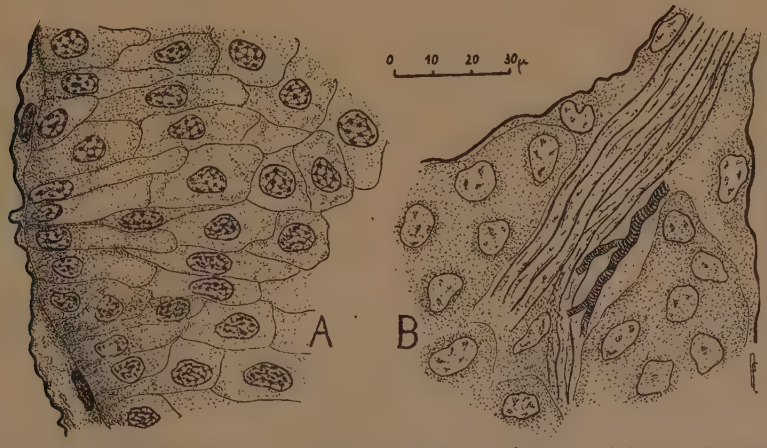


Fig. 45. — *A* : *Metrioptera albopunctata* ; Lindsay Johnson, trichrome de Masson. Détail d'un corps allate : cellules parenchymateuses et cellules d'enveloppe. *B* : *Orthacantacris ægyptia*, jeune larve ; Champy, acide osmique, hématoxyline. Hile du corps allate avec nerf allate et trachée (d'après Cazal et Guerrier, 1946).

chromophiles à prolongements et cellules chromophobes. La partie ventrale du corps paracardiaque contient un volumineux nerf, provenant des nerfs paracardiaques et que nous avons nommé nerf basal (fig. 44, n. b.).

Les corps allates sont, comme d'habitude, formés d'un grand nombre de cellules identiques riches en mitochondries et en grains de sécrétion, ces derniers surtout dans la partie centrale (fig. 44). Ces éléments sont entourés par une enveloppe mésenchymateuse (fig. 45, A) qui se prolonge au

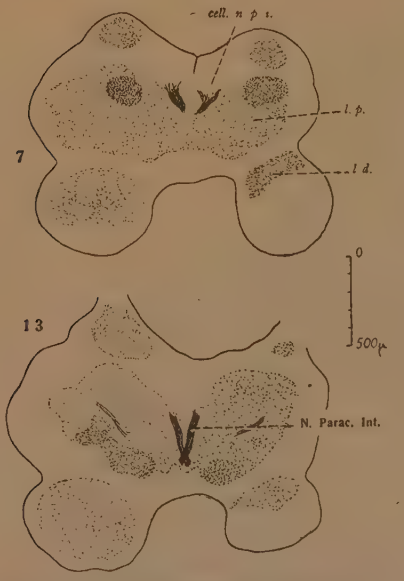


Fig. 46. — *Orthacantacris ægyptia* ; coupes frontales du cerveau après imprégnation osmique. 7 : origine des nerfs paracardiaques internes ; leurs cellules (cell. *n. p.*) sont dans la *pars intercerebralis*. 13 : entrecroisement des deux nerfs paracardiaques internes ; *l. p.* : lobe protocérébral ; *l. d.* : lobe deutocérébral.

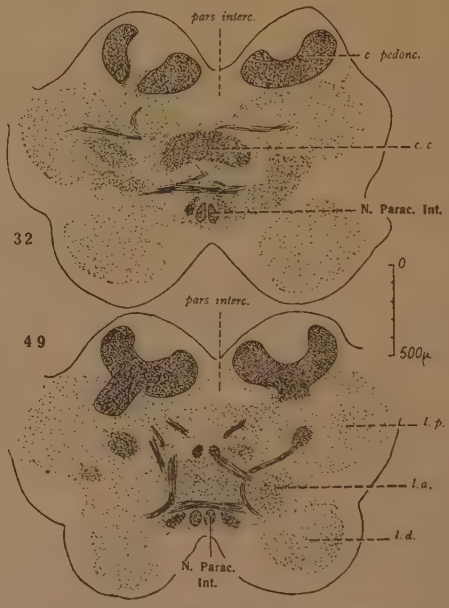


Fig. 47. — Même série de coupes que la figure 46. Trajet des nerfs paracardiaques internes à la face inférieure du cerveau. *c. c.* : corps central ; *c. pedonc.* : *corpora pedonculata* ; *l. a.* : lobes antennaires ; *l. d.* : lobe deutocérébral ; *l. p.* : lobe protocérébral. Sur les deux figures 46 et 47, les cellules ganglionnaires ne sont pas représentées.

niveau du hile le long du nerf allate et de la trachée qui l'accompagne (fig. 45, B).

L'innervation des glandes rétrocérébrales est réalisée par deux paires de nerfs paracardiaques (fig. 41 et 42). La paire interne, volumineuse, est disposée dans la paroi aortique, dans la direction générale des corps paracardiaques. Elle est nettement visible. Dans notre travail de 1946, avec Guerrier, nous n'avons pas observé la paire externe. Je l'ai retrouvée depuis sur des coupes sériées de divers Orthoptères. Elle existe donc incontestablement ainsi que l'avait déjà signalé Hanström (1940).

Dans la partie antérieure de chaque corps paracardiaque, nerf externe et nerf interne se réunissent pour former le nerf basal qui parcourt de bout en bout le corps paracardiaque dans sa partie ventrale. Tout le long de ce trajet, diverses fibres s'en détachent pour l'innervation propre du corps paracardiaque. Sur sa face interne d'autres fibres se jettent dans le ganglion hypocérébral.

Le nerf allate se détache également du nerf basal par son bord interne, puis le contourne en dessous pour se diriger du côté externe et ventralement vers le corps allate. Chez les Criquets et les Sauterelles, le nerf allate apparaît environ à l'union des 2/3 antérieurs et du tiers postérieur du corps paracardiaque. Chez les Gryllides, il s'en détache plus en avant, à peu près au milieu. Chez *Gryllus*, ce nerf allate est particulièrement long (fig. 42).

Les quelques fibres du nerf basal qui arrivent à l'extrémité postérieure du corps paracardiaque se prolongent dans le vaisseau dorsal dont elles assurent l'innervation, ainsi que de Lerma (1937) l'avait déjà observé chez *Gryllotalpa*.

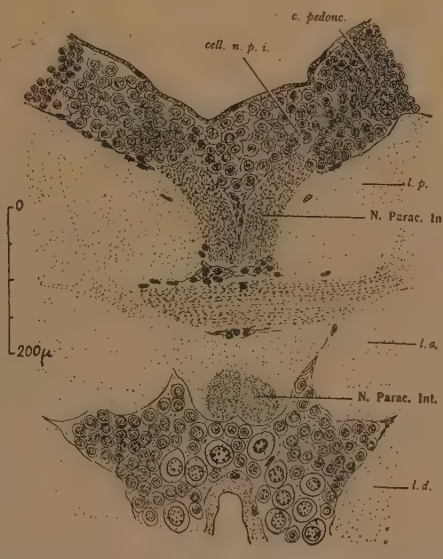


Fig. 48. — *Calliptamus italicus* ; coupe frontale antérieure du cerveau ; trichrome de Masson. Le nerf paracardiaque interne est vu à son origine et dans son trajet à la face inférieure du cerveau. La coupe passe immédiatement en arrière de son entrecroisement. *cell. n. p.* : cellules d'origine du nerf paracardiaque interne ; *c. pedonc.* : cellules du *corpus pedonculatum* ; *l. a.*, *l. d.* et *l. p.* : lobes antennaire, deutocérébral et protocérébral.

Le trajet intracérébral des nerfs paracardiaques est relativement facile à suivre sur les coupes sériées, surtout après imprégnation osmique. Le nerf externe remonte directement de la face postéro-inférieure du cerveau vers la partie latérale du protocerebrum. Le trajet du nerf interne est plus complexe et correspond à ce que l'on observe dans les autres groupes : les deux nerfs de la paire longent d'abord la face inférieure du cerveau de part et d'autre du plan médian (fig. 47, coupes 32 et 49). Arrivés à la face antérieure, ils se dirigent vers en haut, s'entre-croisent (fig. 46, coupe 13) et enfin arrivent à leur origine dans la *pars intercerebralis* (fig. 46, coupe 7) en revenant un peu en arrière. La figure 48 qui représente une coupe frontale du cerveau de *Calliptamus* montre simultanément l'origine de la paire interne dans la *pars intercerebralis* (cell. n. p. i.) et son trajet à la face inférieure du cerveau.

Les caractères principaux sont donc les suivants chez les Orthoptères :
— sympathique impair évolué (pas de *nervus connectivus*, deux nerfs œsophagiens),
— deux paires de nerfs paracardiaques,
— deux corps paracardiaques, en partie fusionnés, situés dans la paroi aortique,
— deux corps allates ovoïdes reliés aux précédents par une paire de nerfs allates.

4. Dermaptères.

Le corps allate des Forficules a été décrit très brièvement par Nabert (1913) qui remarque son imparité, unique dans le groupe des Orthoptères *(sensu lato)*. La même année, Kuhnle observe des corps allates pairs.

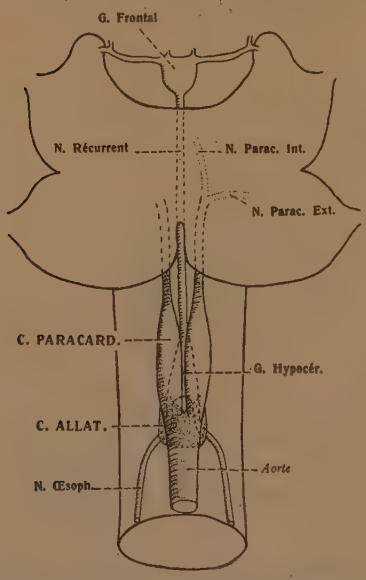


Fig. 49. — *Forficula auricularia*; schéma général. Remarquer le corps allate impair, mais bifide, et le long trajet sous-cérébral des nerfs paracardiaques. Leurs deux racines intracérébrales sont indiquées en pointillé fin, seulement du côté droit. La partie supérieure de l'aorte, entre les corps paracardiaques, est supposée enlevée.

Cette étude n'a été reprise qu'en 1940 par Hanström, assez rapidement d'ailleurs. Cet auteur signale des *corpora cardiaca* pairs situés assez loin en arrière du cerveau, au contact du ganglion hypocérébral, et un *corpus allatum* unique bifide à la partie antérieure. Il signale l'existence des deux paires habituelles de *nervi corporis cardiaci*.

J'ai pu étudier ces formations chez deux Dermaptères, *Forficula auricularia* L. et *Labidura riparia* Pallas, où elles sont sensiblement identiques.

Le complexe rétrocérébral est situé dans la partie toute postérieure de la tête, à une certaine distance du cerveau (fig. 49 et 50). Les corps paracardiaques apparaissent nettement comme des renflements de la paroi aortique et, à l'état frais, ont leur teinte habituelle blanc bleuté. Le corps allate se distingue assez mal entre l'aorte et l'œsophage. L'ensemble a donc une situation tout à fait médiane.

Le sympathique impair présente la disposition des Orthoptères : ganglion frontal bien développé, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerfs œsophagiens. Le ganglion hypocérébral est allongé, triangulaire, les nerfs œsophagiens sont pairs.

L'aorte, elle aussi tout à fait classique, naît dans l'anneau péri-œsophagien et sa paroi fait suite au névrilemme. Jusqu'au complexe rétrocérébral, elle adhère à la face dorsale de l'œso-

phage ; ensuite elle s'en libère en formant un angle aigu où se trouve inséré le corps allate.

Les corps paracardiaques se développent dans les parois latérales de l'aorte. Ils ne se fusionnent ni sur sa face inférieure, ni sur sa face supérieure, ce qui les distingue de nombreux autres Polynéoptères. Ils sont assez trapus, leur longueur (200 μ environ) n'excédant pas deux fois et demi leur

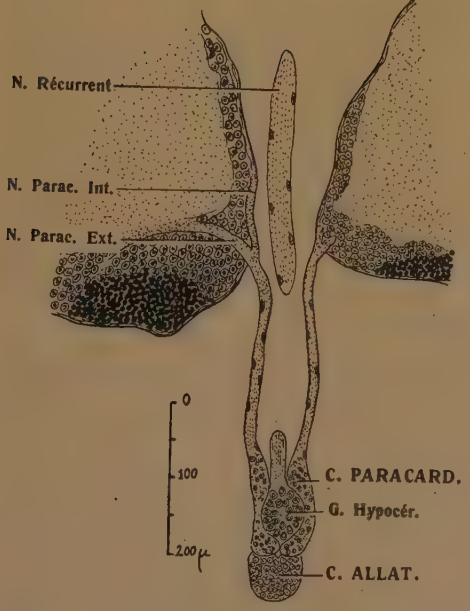


Fig. 50. — *Forficula auricularia* ; coupe horizontale ; trichrome de Masson. Longs nerfs paracardiaques avec leurs deux racines.

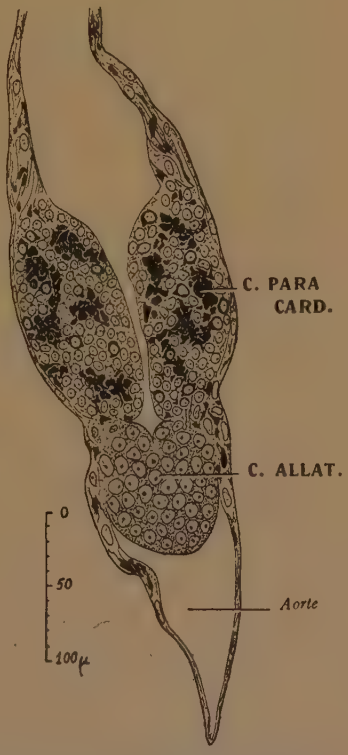


Fig. 51. — *Forficula auricularia* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline.

largeur. A leur intérieur on observe de nombreux noyaux tassés les uns contre les autres mesurant 10 μ en moyenne, souvent entourés d'un cytoplasme osmio-hématoxylinophile ; par endroits existent des plages très irrégulières contenant de nombreuses formations très chromophiles (fig. 51). Les fibres nerveuses qui les traversent ne constituent pas un nerf basal nettement défini. En arrière, dans la paroi aortique proprement dite, on retrouve quelques amas de substance chromophile.

Le corps allate impair (fig. 50 et 51) est situé dans l'angle formé par l'aorte et l'œsophage, et fait souvent saillie dans la première. Les deux parties de son extrémité antérieure bifide sont étroitement en contact avec les

corps paracardiaques et reçoivent d'eux quelques fibres nerveuses. La forme générale du corps allate est celle d'une lentille biconvexe disposée horizontalement et de contour à peu près circulaire, excepté la bifidité antérieure. Les cellules sont abondantes, tassées les unes contre les autres ; leurs noyaux sont plus grands que ceux des corps paracardiaques. Il est à signaler que la paroi aortique est, au contact du corps allate, extrêmement amincie et il est possible qu'elle soit traversée par des sécrétions.

Les nerfs paracardiaques présentent une disposition intéressante. A chaque corps paracardiaque aboutit un nerf épais, très net sur les coupes, de bonne longueur, qui longe le nerf récurrent en lui étant parfois accolé assez intimement. Il provient de la région paramédiane et postérieure de la face inférieure du cerveau. Sur coupes sériées d'inclinaison convenable, on voit que ce nerf est en réalité formé de deux racines qui se fusionnent dans l'épaisseur même du névrilemme : une racine antérieure venant de la partie antérieure du cerveau *(pars intercerebralis)*, une racine latérale venant de la région des *corpora pedonculata* et décrivant une courbe autour des cellules glomérulaires. Ces deux racines correspondent donc aux deux nerfs décrits par Hansröm et qui n'ont pas, chez les Forficules, d'individualité extracérébrale. Cette disposition est tout à fait analogue à celle que l'on observe chez les Phasmes ; la seule différence est la fusion des deux nerfs avant leur sortie du cerveau.

Il est à noter que tout le long du tronc commun extracérébral, se trouvent de nombreux amas de substance chromophile.

Ainsi le complexe rétrocérébral des Forficules présente quelques caractères nettement évolués :

— fusion des deux nerfs paracardiaques avant leur sortie du cerveau,

— corps allate impair en relations intimes avec les corps paracardiaques et l'aorte,

— ganglion hypocérébral bien individualisé et nerfs œsophagiens pairs.

La structure histologique est comparable à celle des autres Néoptères. A signaler seulement l'abondance des cellules chromophiles dans les corps paracardiaques.

Je n'ai pu étudier, dans le groupe des Dermaptères, les *Arixenoidea* ni les *Diploglossata*.

CHAPITRE VI

PSOCOPTÉROÏDES (Psoques, Mallophages, Anoploures) ET THYSANOPTÉROÏDES

1. Psoques.

Malgré leur petite taille ces Insectes ont été bien étudiés en ce qui concerne leurs glandes rétrocérébrales alors que les groupes qui suivent ont été particulièrement délaissés.

C'est Badonnel (1934) qui fut le premier à les décrire chez *Stenopsocus*

stigmaticus dont il étudia aussi bien le « sympathique pair » que le sympathique impair. Il découvrit dans ce dernier un *nervus connectivus* très net. D'après ses travaux, les racines du « sympathique pair » constituent deux paires, l'une interne et ventrale, l'autre externe et dorsale, qui se jettent dans les « ganglions angéiens ». De chacun part un premier nerf allant au corps allate et un second nerf qui se poursuit en arrière parallèlement à l'aorte. Il existe un corps allate impair, situé sous l'aorte, souvent asymétrique, dans lequel il note des inclusions particulières qui « se colorent en vert brillant par le vert lumière, et la teinte obtenue est identique à celle que prend la chitine molle avec le même colorant ». Nous reviendrons sur ce point plus loin. Enfin Badonnel décrit des *corpora incerta* qu'il rapproche des cellules péricardiales des autres Insectes.

En 1938, Weber confirme chez *Mesopsocus* sp. les observations de Badonnel. Il identifie les « ganglions angéiens » aux *corpora cardiaca* et pense que leur structure est analogue à celle qu'a observée Pflugfelder chez *Carausius*.

Hanström (1940) a étudié un *Mesopsocus* sp. et confirme les résultats des auteurs précédents. Il remarque lui aussi les « produits de sécrétions » dans le corps allate.

En 1940 également, Jentsch étudie le système nerveux de divers Psocoptères. Un paragraphe court est consacré aux glandes rétrocérébrales. Il en figure les aspects chez diverses espèces : le corps allate est médian chez *Mesopsocus immunis*, un peu asymétrique chez *Ectopsocus meridionalis*, fortement asymétrique chez *Psyllipsocus ramburi*.

Mes recherches ont porté sur quelques adultes de *Cæcilius flavidus* Curt. et sur de nombreux *Stenopsocus immaculatus* Steph., larves et adultes. La seule variation consiste en la position nettement médiane du corps allate chez *Cæcilius*, alors qu'il est légèrement déporté latéralement chez *Stenopsocus*.

Le sympathique impair est constitué par un ganglion frontal relié au cerveau par les connectifs labrofrontaux et par un *nervus connectivus*, un nerf récurrent, un ganglion hypocérébral bien individualisé, auquel fait suite un nerf œsophagien.

Les deux corps paracardiaques sont situés dans la paroi latéro-ventrale de l'aorte céphalique qui se dilate à ce niveau (fig. 52). Ils sont fusionnés, allongés et contiennent des cellules qui rappellent les cellules paracardiaques des autres Insectes. Mais déjà s'annonce une distinction qui se retrouvera chez les Hétéroptères, la division du corps paracardiaque en deux zones : l'une antérieure où les cellules sont tassées et leur cytoplasme dense riche en substance chromophile, l'autre postérieure où les cellules sont moins nombreuses et leur cytoplasme moins dense. Je n'ai pu malheureusement utiliser les colorations spécifiques des corps paracardiaques (fixation au Champy suivie d'une imprégnation osmique ou d'une coloration à l'hématoxyline) en raison de la petitesse de ces animaux ; cependant le trichrome de Masson et même l'hématéine-éosine montrent assez bien la substance chromophile des corps paracardiaques.

A l'extrémité antérieure de chaque corps paracardiaque arrivent deux nerfs venant du cerveau, nerfs paracardiaques interne et externe. Ce der-

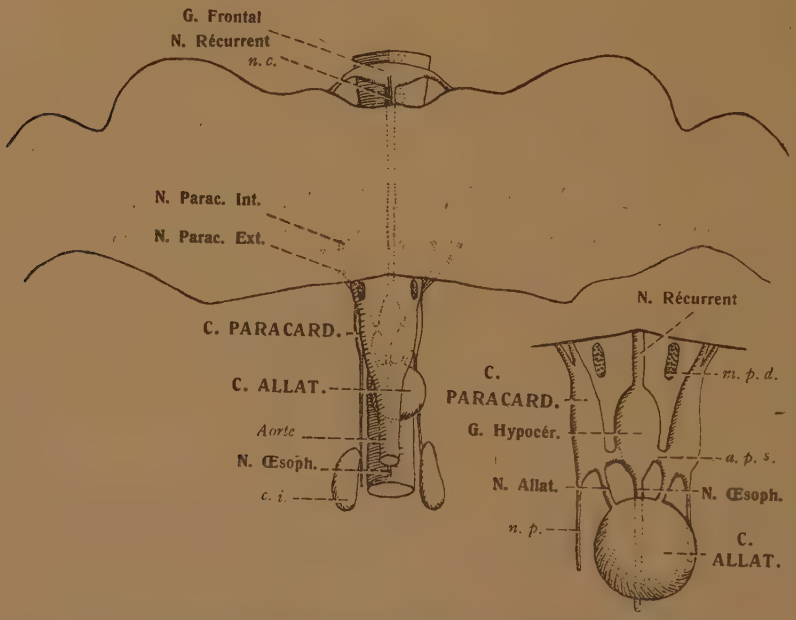


Fig. 52. — *Stenopsocus immaculatus* ; schéma général, vue supérieure. A droite et en bas : détails du complexe rétrocérébral, l'aorte étant enlevée. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *c. i.* : *corpora incerta* (cellules péricardiales) ; *m. p. d.* : muscles pharyngiens ; *n. c.* : *nervus connectivus* ; *n. p.* : nerf postérieur.

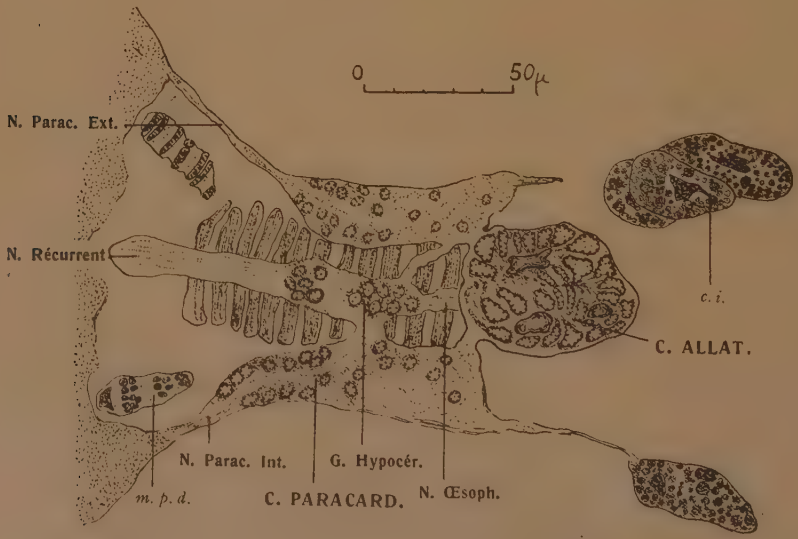


Fig. 53. — *Stenopsocus* ; coupe horizontale ; trichrome de Masson. *c. i.* : *corpora incerta* ; *m. p. d.* : muscles pharyngiens.

nier est situé latéralement et s'insère plus haut sur le cerveau. Badonnel a reconnu une origine protocérébrale au nerf externe, mais pensait que l'interne venait du deuto- ou du tritocérébrum. En fait, si la paire interne s'insère très bas sur le cerveau, les nerfs présentent le même trajet intracérébral que dans les autres groupes, décrivant une large courbe à concavité antérieure qui les amène, après entre-croisement, à leur origine protocérébrale dans la *pars intercerebralis*.

Corps et nerfs paracardiaques présentent donc une constitution primitive qui rappelle celle des Dictyoptères. Deux différences sont cependant à mentionner, qui annoncent déjà ce que l'on observe chez les Hémiptères : la division en deux zones des corps paracardiaques, et l'insertion plus latérale sur le cerveau des nerfs paracardiaques. En effet les deux nerfs, interne aussi bien qu'externe, s'insèrent *en dehors* du muscle élévateur du pharynx situé immédiatement en arrière du cerveau (fig. 52 et 53), alors que chez les Dictyoptères ce muscle sépare le nerf interne de l'externe.

Badonnel décrit les tractus reliant la partie supérieure des corps paracardiaques au sillon médian postérieur du cerveau. En réalité il ne s'agit là que de la paroi dorsale fibreuse de l'aorte.

De la moitié postérieure du corps paracardiaque partent trois nerfs. L'un se détache sur sa face interne et se jette dans le ganglion hypocérébral, c'est l'anastomose paracardio-sympathique. Un autre, fin et long, se dirige en arrière parallèlement à l'axe du corps, de part et d'autre de l'œsophage; il se continue dans le thorax en donnant au passage quelques rameaux aux *corpora incerta* décrits par Badonnel, qui ne sont en réalité que des cellules péricardiales. Ce nerf postérieur (fig. 52, n. p.), paraît par sa situation équivalent au nerf aortique d'autres groupes, mais il ne contracte aucune relation avec l'aorte. Cependant l'analogie peut être maintenue si l'on songe que, dans beaucoup d'autres groupes, le nerf aortique innerve non seulement l'aorte, mais aussi les cellules péricardiales, ce qui est le cas ici.

Enfin, entre l'anastomose sympathique et le nerf postérieur, se détache le nerf allate, souvent mal individualisé et formé alors par une nappe de fibres étalées sous l'aorte.

Les deux nerfs allates convergent vers le corps allate unique et volumineux, situé entre le tube digestif et l'aorte, en position légèrement asymétrique chez *Stenopsocus immaculatus*. Les coupes transversales représentées sur la figure 54 montrent les rapports précis de ce corps allate avec les autres formations, et en particulier avec l'aorte : celle-ci est d'abord accolée à sa face supérieure puis s'en sépare en arrière.

La structure du corps allate est tout à fait particulière et doit nous retenir davantage. Une coloration banale à l'hématéine-éosine montre qu'il est constitué de grandes cellules à noyau très volumineux et à cytoplasme basophile. Certaines de ces cellules sont allongées aux deux extrémités et recourbées, imbriquées les unes sur les autres. Certaines de leurs extrémités paraissent converger autour de zones claires, si bien que ces cellules sont disposées en rosettes. L'étude des coupes sériées montre qu'il existe ainsi trois rosettes centrées sur trois formations claires : deux antérieures et symétriques, une postérieure et médiane. Les noyaux de ces cellules

sont de grande taille et occupent la plus grande partie de leurs corps. Ils sont allongés comme la cellule elle-même. Leur grand axe mesure de 7 à 13 μ; leur dimension est donc variable. Ils contiennent de nombreux grains de chromatine égaux et répartis surtout à la périphérie.

Une coloration au trichrome de Masson permet de préciser plusieurs points : l'existence autour du corps allate d'une cuticule fine prenant le bleu de méthyle, l'existence entre les deux rosettes antérieures d'une

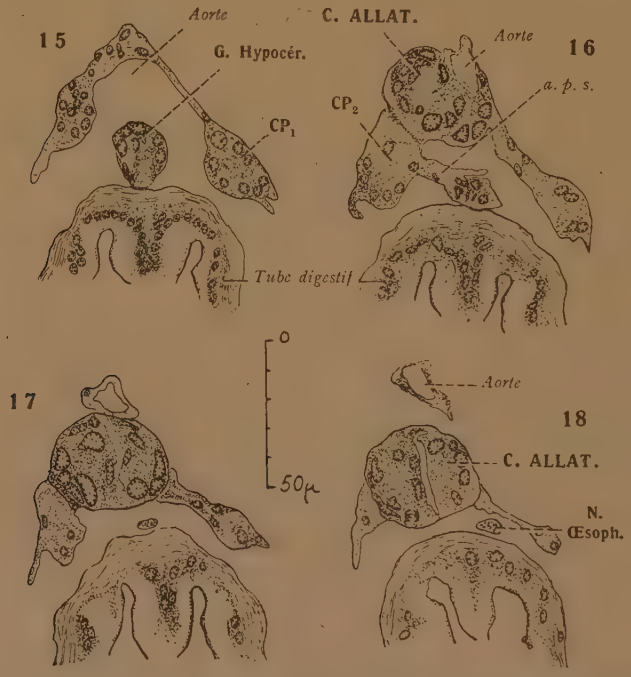


Fig. 54. — *Stenopsocus* ; coupes transversales sériées ; hématéine-éosine. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; CP_1 et CP_2 : les deux portions des corps paracardiaques.

traînée de points à coloration identique équivalent peut-être au résidu de la cuticule entourant les deux corps allates primitifs qui ont fusionné. Enfin et surtout le bleu de méthyle colore intensément les formations claires qui centrent les trois rosettes et qui apparaissent alors formées de minces couches concentriques. Ces trois « formations centrales » sont celles qui ont été déjà reconnues par Badonnel et qui prennent le vert dans la triple coloration de Prenant. Leur siège central, leur colorabilité, leur structure lamellaire rappellent immédiatement la « Zentralbildung » des corps allates des Phasmes. Il s'agit probablement d'un vestige de la structure épithéliale et vésiculaire primitive des corps allates. La disposition des cellules qui les entoure confirme également cette assimilation.

Mais la particularité paradoxale du corps allate des Psoques est la pré-

sence de *trois* formations centrales et non d'une seule (il n'y a qu'un corps allate) ou de deux (ce qui serait en accord avec l'origine double de ce corps allate, par fusion des deux corps primitifs). Et cependant ce fait est incontestable : sur toutes les séries de coupes, on retrouve les trois formations lamellaires qui centrent trois rosettes cellulaires. Le deux antérieures sont les plus grandes, la postérieure est plus petite mais incontestable. Pourquoi ce corps allate triparti ? La seule explication que je vois serait, au cours de l'histogénèse, le dédoublement d'une des deux ébauches primitives. En fait, il apparaît qu'une des deux formations centrales antérieures est plus petite que l'autre, alors que, réunie à la postérieure, elle serait à

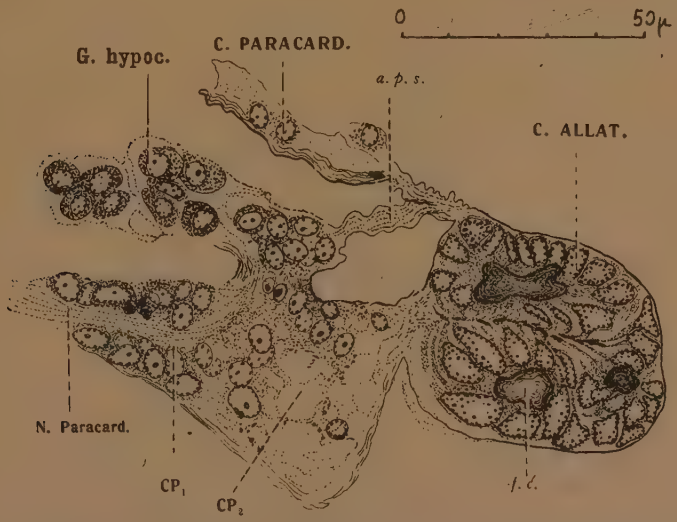


Fig. 55. — *Stenopsocus* ; aspect plus grossi de la coupe horizontale représentée sur la figure 50. Remarquer les deux parties des corps paracardiaques (CP_1 et CP_2), les corps allates avec leurs trois formations centrales (*f. c*), et les anastomoses paracardio-sympathiques (*a. p. s.*).

peu près de même taille. Ce fait paraît être un argument en faveur d'une origine double, avec dédoublement secondaire d'une des deux ébauches. Seules des recherches embryologiques permettront de préciser cette interprétation.

Les particularités des Psoques sont en résumé les suivantes :

— système stomatogastrique primitif (*nervus connectivus*, un seul nerf œsophagien),

— deux corps paracardiaques du type Dictyoptères avec cependant tendance à la différenciation de deux parties comme chez les Hémiptères,

— deux paires de nerfs paracardiaques bien individualisées situées toutes deux en dehors des muscles élévateurs du pharynx,

— deux nerfs allates aboutissant à un corps allate unique mais triparti contenant trois « formations centrales » formées de lamelles concentriques rappelant celles des Phasmes.

2. Mallophages.

La seule étude, semble-t-il, qui ait été faite chez Mallophages est celle de Stöwe (1943) sur la tête de *Trimenopon jenningsi*. Le « système sympathique » de la tête est décrit rapidement : existence d'un *nervus connectivus*, pas de ganglion hypocérébral (qui serait fusionné avec le cerveau, car le nerf récurrent se jetterait dans celui-ci), *corpora cardiaca* et *allata* pairs et situés latéralement, les premiers très près du cerveau, les seconds plus loin, unis entre eux par un long nerf allate. Stöwe ne peut éclaircir leur structure : « weder bei den C. C. noch bei den C. A. konnte die Struktur geklärt werden ».

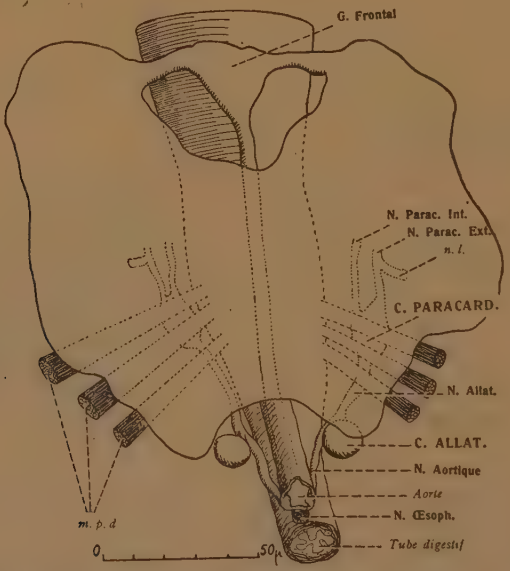


Fig. 56. — *Menopon gallinæ* ; schéma général, vue dorsale, reconstitué d'après des coupes sériées horizontales. Les muscles pharyngiens dorsaux (*m. p. d.*) s'insinuent entre le cerveau et les corps paracardiaques. Remarquer les nerfs aortiques. *n. l.* : nerf latéral issu du nerf paracardiaque externe.

Mes observations ont porté sur *Menopon gallinæ* L. qui est assez bien orientable et se prête très facilement aux coupes sériées. La figure 56 en représente une vue schématique réalisée par la reconstruction de coupes horizontales sériées.

En ce qui concerne le sympathique, mes constatations ne confirment pas celles de Stöwe. Il existe un ganglion frontal bien développé relié au cerveau par les connectifs frontaux mais aussi par un *nervus connectivus* impair. Le nerf récurrent est bien développé et longe le bord supérieur du pharynx sans se fusionner avec le cerveau. Le ganglion hypocérébral n'est pas nettement individualisé mais on observe dans le nerf récurrent sous le

bord postérieur du cerveau, quelques cellules ganglionnaires qui en représentent sans doute l'équivalent. Après quoi est un nerf œsophagien impair banal situé entre l'aorte, elle-même très réduite mais nette, et l'œsophage.

Les corps paracardiaques sont situés sous le cerveau, en position nettement latérale, à l'extérieur des muscles pharyngiens dorsaux. Ils mesurent environ 15 à 20 μ dans leur grand axe antéro-postérieur, et sont constitués, ainsi que le montre la figure 57, par trois grandes cellules à contours assez flous et par quelques cellules gliales. Chacun d'eux reçoit en avant deux nerfs paracardiaques venant de la face inférieure du cerveau : nerf

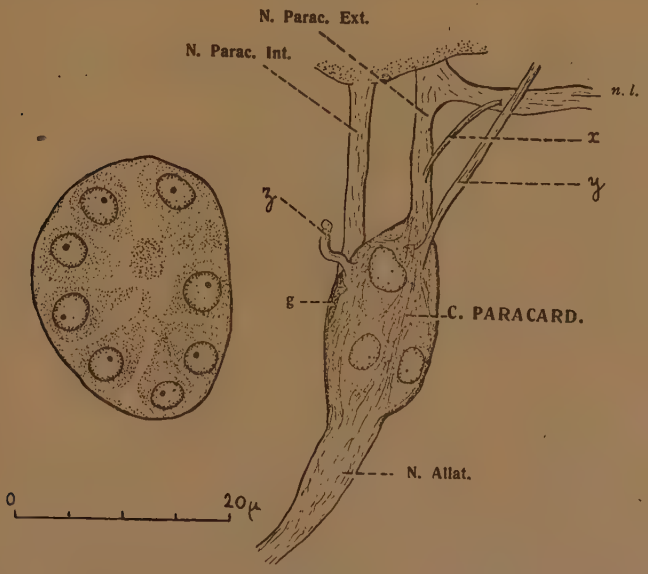


Fig. 57. — *Menopon gallinæ*. A droite : corps paracardiaque droit ; coupe horizontale ; trichrome de Masson. Remarquer ses trois grandes cellules, un noyau glial (*g*), et ses nerfs. A gauche : corps allate ; coupe frontale ; trichrome de Masson.

interne et nerf externe. Ce dernier donne du côté externe un nerf latéral dont je n'ai pu voir la destinée. Il existe assez constamment une fibre nerveuse (*x*, fig. 57) qui passe en pont du nerf latéral au nerf paracardiaque externe lui-même. Dans le corps paracardiaque, on suit assez bien le trajet de ces deux nerfs qui vont vers le nerf allate situé au pôle postérieur. Ce dernier est volumineux et épais ; il se dirige en arrière, en dedans et en haut. Arrivé sous le bord postérieur du cerveau il se divise en deux branches : l'une, très courte et externe se jette dans le corps allate, l'autre, interne et longue, va se placer dans la paroi ventrale de l'aorte. C'est le nerf aortique. De chaque corps paracardiaque partent également deux nerfs plus fins. L'un (*y*) se détache au point de pénétration du nerf paracardiaque externe ; sa direction est antérieure et externe. L'autre (*z*) se détache

au point de pénétration du nerf paracardiaque interne et se dirige vers le haut.

Les corps allates sont de taille moyenne et ovoïdes. Leur grand axe (20 à 25 μ) est vertical, si bien que sur coupes horizontales ils paraissent globuleux. Ils sont constitués par une vingtaine de cellules à répartition périphérique.

En résumé :

— système sympathique primitif (*nervus connectivus*, un seul nerf œsophagien), avec ganglion hypocérébral très réduit,

— deux corps paracardiaques latéraux, constitués chacun par trois cellules,

— deux paires de nerfs paracardiaques,

— deux corps allates latéraux, situés sur un plan plus élevé que les corps paracardiaques.

3. Anoploures.

Florence (1921) a fait une étude rapide du système nerveux central et du stomatogastrique d'*Hæmatopinus suis*. Le stomatogastrique comprend un ganglion frontal, un nerf récurrent, un ganglion hypocérébral réduit et un nerf œsophagien. Sous les lobes protocérébraux existent deux petites masses arrondies que l'auteur interprète comme des *corpora allata*. Hanström (1940) s'est occupé du cerveau de *Pediculus corporis* et de *Hæmatopinus equi*, mais ne mentionne pas les glandes endocrines.

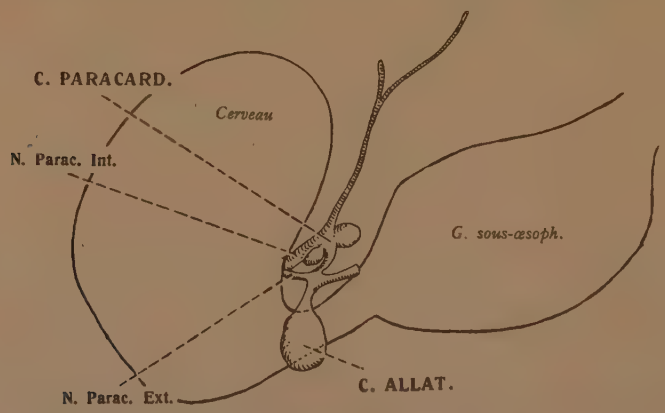


Fig. 58. — *Hæmatopinus* ; schéma général d'après des coupes parasagittales. Seules les glandes du côté gauche sont représentées.

J'ai tenté de les étudier, chez *Hæmatopinus suis* L. et *Pediculus corporis* De Geer, en me heurtant à de réelles difficultés du fait de leurs petites dimensions.

Chez *Hæmatopinus*, les glandes rétrocérébrales se voient encore assez bien sur des coupes parasagittales. Elles ont une situation nettement laté-

rale et les organes de chaque paire sont bien éloignés l'un de l'autre. Du cerveau (fig. 58 et 59) se détache un volumineux nerf (5 à 6 μ d'épaisseur) qui se dirige vers en haut et latéralement, bien au-dessus du plan du cerveau. Je n'ai pu voir dans quoi il se terminait mais il existe près de son extrémité une bifurcation. Tout près de sa racine se trouve une curieuse formation : un renflement contenant quelques fibres nerveuses et une substance éosinophile, sur lequel viennent se greffer trois volumineuses cellu-

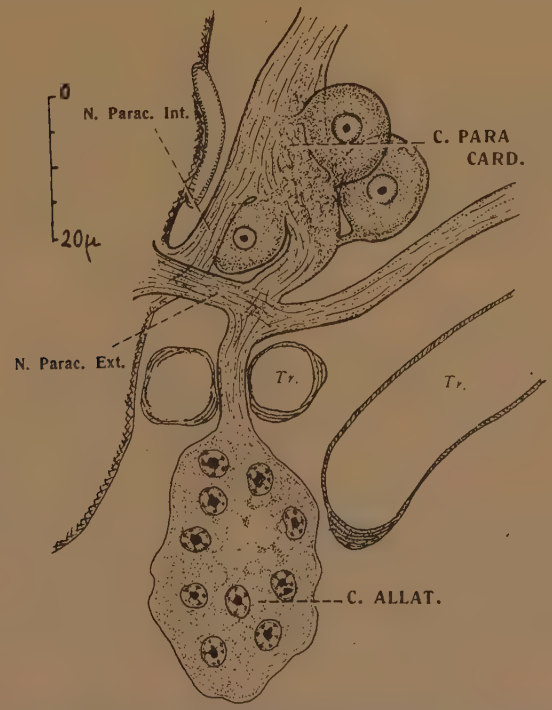


Fig. 59. — *Hæmatopinus* ; coupe parasagittale colorée à l'hématéine-éosine. Remarquer les pédicules des cellules paracardiaques. *Tr.* : trachées.

les arrondies et contenant un gros noyau. Celles-ci sont réunies à ce renflement par un pôle ou par deux pédicules (fig. 59). Leur diamètre est d'environ 10 à 13 μ.

De ce renflement porteur de trois cellules part vers le bas un gros nerf auquel est appendu une masse pluricellulaire qui est incontestablement un corps allate : masse ovoïde à grand axe vertical, mesurant 35 μ de long sur 20 μ de large et contenant une quinzaine de noyaux à situation périphérique. La région centrale est plus ou moins vacuolaire. L'identification de ce corps allate permet de comprendre les autres formations : le renflement tricellulaire est un corps paracardiaque, les formations éosinophiles qu'il contient ne sont autres que les prolongements chromophiles (je n'ai

malheureusement pu utiliser des fixateurs osmiés qui nécessitent une dissection préalable) ; enfin le gros nerf mentionné plus haut est le nerf paracardiaque interne.

Mais ce n'est pas tout : du côté externe de ce nerf s'en trouve un autre qui se détache également du cerveau et se jette dans le nerf allate. C'est le nerf paracardiaque externe. D'ailleurs certaines de ses fibres ne font que croiser le nerf allate et se continuent vers l'arrière pour former un nerf dont je n'ai pu préciser la destination.

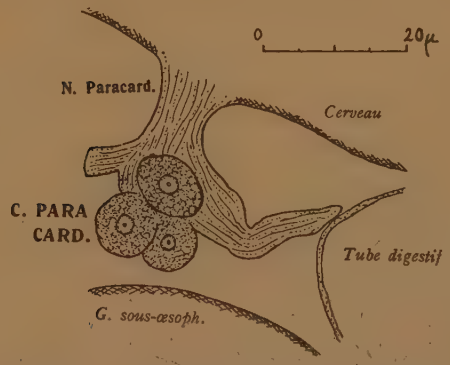


Fig. 60. — *Pediculus* ; coupe transversale colorée à l'hématéine-éosine. Un seul côté est représenté. Corps paracardiaque tricellulaire. Pas de corps allate.

Chez *Pediculus*, les structures sont encore plus difficiles à préciser. J'ai bien retrouvé en arrière du cerveau deux masses tricellulaires qui sont certainement deux corps paracardiaques (fig. 60). Chacune d'elles est reliée au cerveau par un gros nerf trapu qui se bifurque et donne une branche interne allant vers le tube digestif et une branche externe. Je n'ai pu individualiser la deuxième paire de nerfs paracardiaques. Je n'ai pas observé trace de corps allate même en sachant où les trouver d'après l'exemple d'*Hæmatopinus*. Il est possible que, à cause de la forte régression morphologique du Pou, ses corps allates aient totalement disparu.

Les Anoploures sont donc caractérisés surtout par deux corps paracardiaques latéraux bien distincts, constitués chacun par trois cellules saillantes à sa surface. Chez *Hæmatopinus* il existe deux paires de nerfs paracardiaques et deux corps allates très nets, que l'on ne retrouve pas chez *Pediculus*.

4. Thysanoptères.

A ma connaissance, aucune étude n'a été faite sur les glandes rétrocérébrales des Thysanoptères.

Mes recherches ont porté sur *Thrips tabaci* Lind. et *Haplothrips sp.* (1). Ces animaux étant encore plus petits que les précédents, leur étude présente de nettes difficultés.

Sur des coupes sagittales (fig. 61) on voit assez bien la situation des glandes de part et d'autre de l'aorte, au-dessus de l'œsophage et du sympathique impair. La figure 62 montre leur situation générale. Là encore les deux éléments de chaque paire sont bien séparés l'un de l'autre. Il n'y a pas de rapports directs avec l'aorte (type latéralisé).

Je n'ai pu observer qu'une seule paire de nerfs paracardiaques, mais

(1) M. Badonnel a bien voulu faire ces déterminations. Qu'il soit remercié ici.

chaque nerf possède deux racines, interne et externe (fig. 64). Chaque nerf remonte en arrière du cerveau parallèlement à l'aorte et se termine rapidement dans un corps paracardiaque assez net. Sur les exemplaires que j'ai

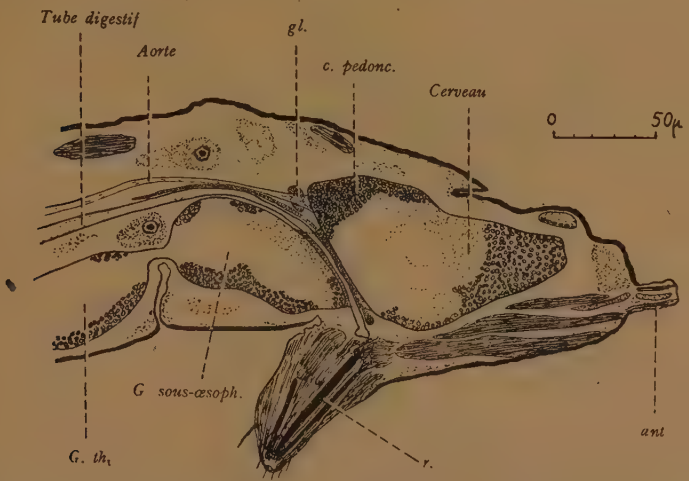


Fig. 61. — *Thrips* ; coupe sagittale. Les glandes rétrocérébrales (*gl.*) sont situées en arrière du cerveau et autour de l'aorte, *ant.* : antenne ; *c. pedonc.* : *corpora pedonculata* ; *r* : rostre ; *G. th.* : 1er ganglion thoracique.

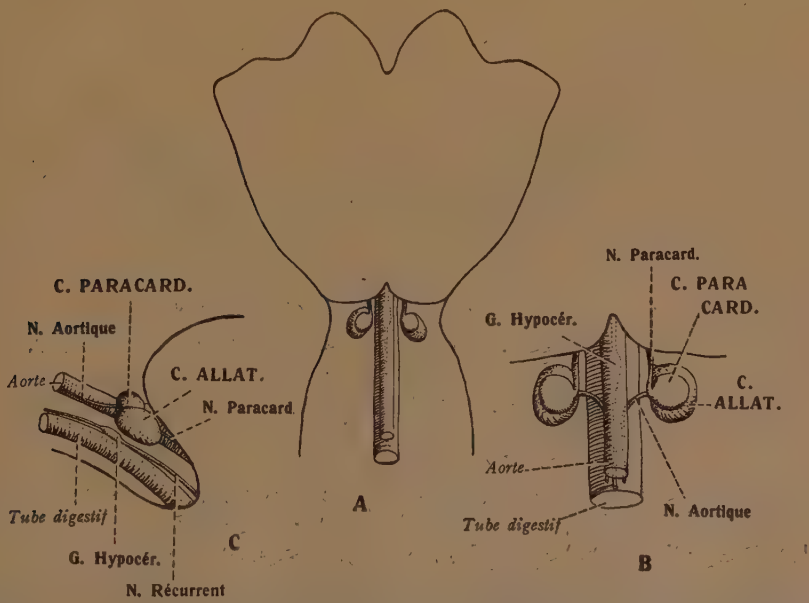


Fig. 62. — *Haplothrips* : schéma général. *A* : vue supérieure. *B* : vue latérale. *C* : détails de la vue supérieure.

examinés, celui-ci est toujours formé de trois cellules, qui peuvent être soit réunies (fig. 63 à droite) soit séparées les unes des autres (fig. 63. à gauche).

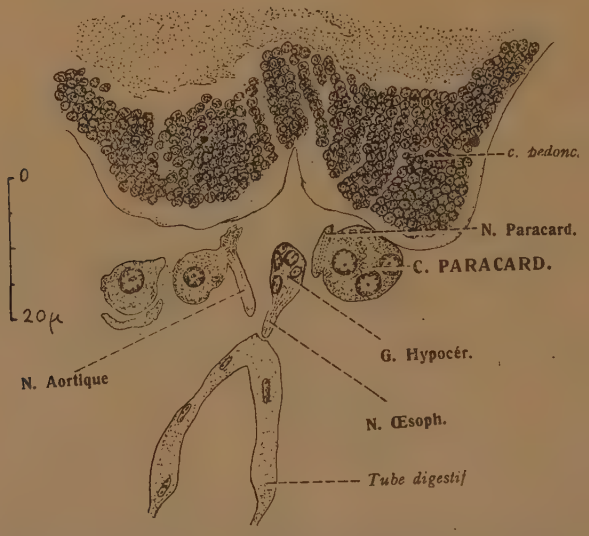


Fig. 63. — *Haplothrips* ; coupe horizontale, trichrome de Masson. Corps paracardiaque droit formé de trois cellules accolées. Corps paracardiaque gauche formé de deux cellules séparées (il existe une troisième cellule sur la coupe précédente).

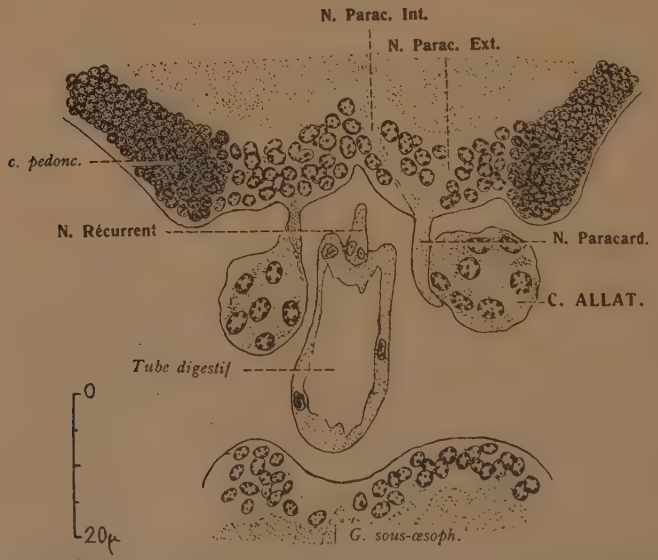


Fig. 64. — *Haplothrips* ; coupe horizontale immédiatement au-dessous de la précédente. Corps allates. Remarquer les deux racines du nerf paracardiaque droit.

Le nerf paracardiaque aborde le corps paracardiaque par sa face interne et se prolonge par un rameau allant dans l'aorte (nerf aortique, fig. 62, B et fig. 63).

Le corps allate est situé au-dessous et un peu en avant du corps paracardiaque, accolé également au côté externe du nerf paracardiaque. Il est un peu plus volumineux (15 μ de diamètre), et constitué par une dizaine de cellules (fig. 64).

Le sympathique impair des Thysanoptères est simple : ganglion frontal, nerf œsophagien impair. Je n'ai pu préciser s'il existe un *nervus connectivus*.

En résumé : glandes très réduites, du type latéralisé, situées juste en arrière du cerveau auquel elles sont réunies par un seul nerf. Deux corps paracardiaques tricellulaires et deux corps allates.

CHAPITRE VII

HÉMIPTÉROÏDES

(Hétéroptères et Homoptères).

1. Hétéroptères cryptocérates.

En 1913, Nabert étudia les corps allates chez *Nepa cinerea* et chez *Notonecta glauca* ; il en reconnut la dualité, les décrivit en détails. Quant au « sympathique pair », il signala l'existence d'un « Pharyngealganglienbrücke » à structure fibrillaire particulière, à qui se rattachaient les corps allates. Pflugfelder (1936), dans sa monographie sur le système nerveux des Rhynchotes, ne s'occupe pas des glandes rétrocérébrales des Cryptocérates. Graichen, également en 1936, décrit le système nerveux et le sympathique de *Nepa cinerea* : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf œsophagien unique qui peut être suivi jusqu'à l'estomac, et, en ce qui concerne le « sympathique pair », deux « ganglions latéraux » (corps paracardiaques) et deux corps allates. Elle reconnaît que les « ganglions latéraux » sont constitués par deux moitiés de structures différentes ; la moitié antérieure contient une « masse centrale très colorable ». Elle décrit d'autre part l'innervation de ces ganglions par deux paires de nerfs ; nous verrons plus loin qu'il s'agit d'une interprétation erronée quant aux nerfs qu'elle qualifie de ventraux. Signalons encore l'étude de Rawat (1939) chez *Naucoris cimicoïdes* : il décrit deux « ganglions œsophagiens » unis au cerveau par deux connectifs courts et reliés en arrière aux corps allates. Nos connaissances sur les glandes rétrocérébrales des Cryptocérates sont donc très fragmentaires. Elles sont cependant faciles à étudier, ces Insectes étant d'assez grande taille et les dissections faciles.

Mes observations ont porté principalement sur *Naucoris cimicoïdes* L.,

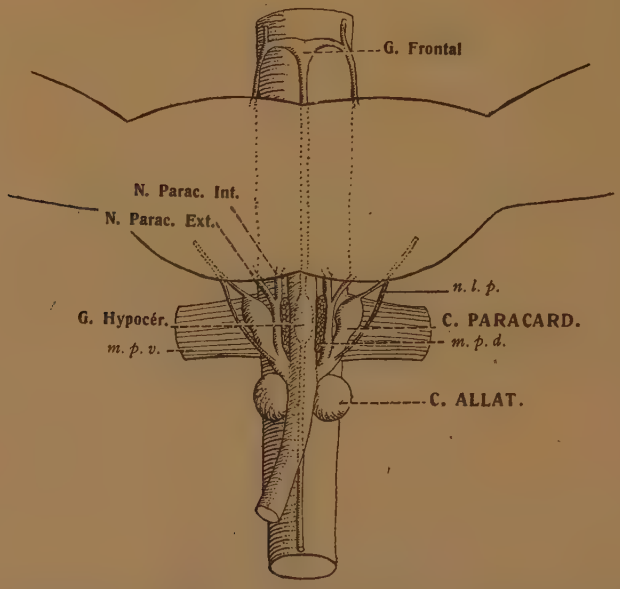


Fig. 65. — *Naucoris cimicoides* ; schéma général, vue dorsale. Remarquer la situation des nerfs et corps paracardiaques. *m. p. d.* et *m. p. v.* : muscles dilatateurs du pharynx dorsaux et ventraux ; *m. l. p.* . nerf latéral postérieur.

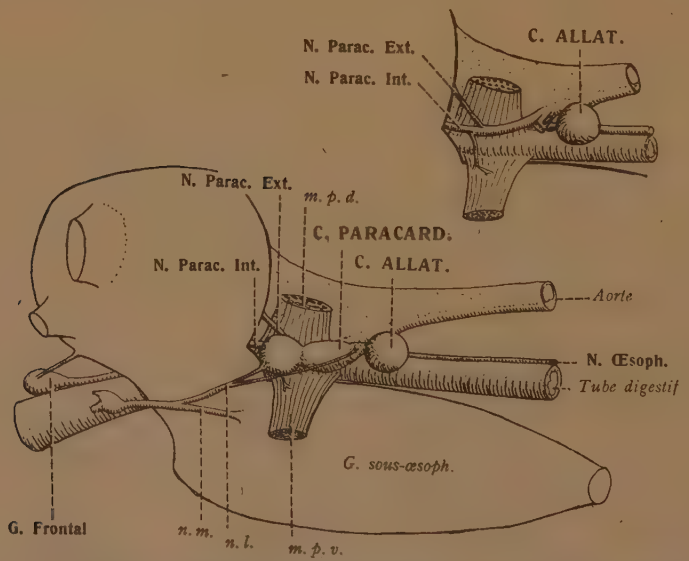


Fig. 66. — *Naucoris* ; schéma général de profil. Les deux nerfs latéraux forment un tronc commun (*n. l.*) qui va se jeter dans le nerf mandibulaire (*n. m.*) reconnaissable à son ganglion. En haut et à droite : même schéma après ablation du corps paracardiaque. On voit alors les deux racines du nerf paracardiaque et le petit rameau qui innerve le muscle pharyngien ventral.

mais aussi sur *Nepa cinerea* L., *Ranatra linearis* L. et *Notonecta glauca* L.

Les schémas 65 et 66, complétés par les coupes transversales de la figure 67 et la coupe horizontale de la figure 68, permettent de comprendre ces formations chez *Naucoris*. En arrière du cerveau, quatre muscles s'insèrent sur le pharynx : muscles dilatateurs du pharynx dorsaux et ventraux (m. p. d. et m. p. v.). Les ventraux se dirigent latéralement vers le bas et constituent un plancher pour le complexe rétrocérébral. Les dor-

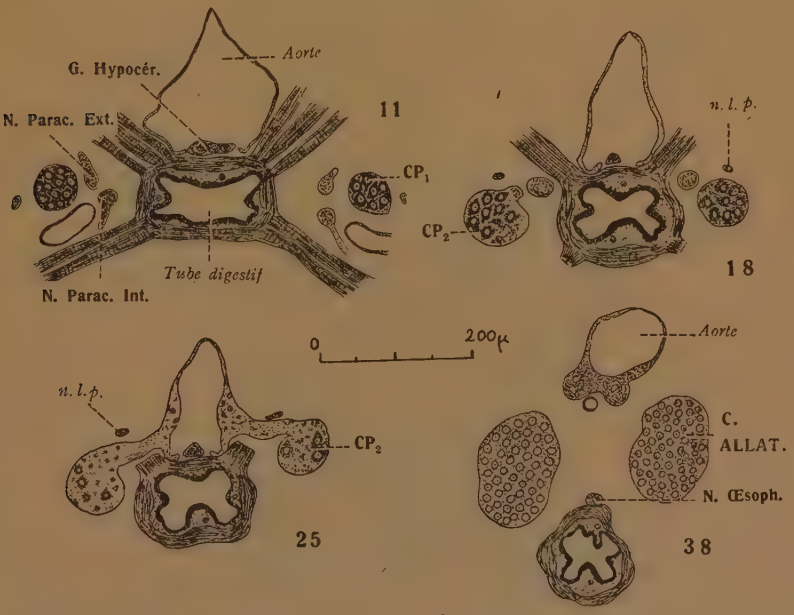


Fig. 67. — *Naucoris* ; coupes frontales sériées ; Champy-hématoxyline. La coupe 11 passe à la jonction des deux racines des *NP*. Sur les coupes 11, 18 et 25 on suit le trajet du nerf latéral postérieur (*n. l. p.*). La coupe 38 montre le prolongement sous-aortique de la lame fibro-gliale et ses deux renflements.

saux se dirigent latéralement vers le haut ; entre eux se trouve l'aorte qui se dilate en arrière du cerveau (fig. 66) et au-dessous d'elle le sympathique, représenté à ce niveau par la fin du nerf récurrent, le ganglion hypocérébral, puis le début du nerf œsophagien. Les corps paracardiaques sont situés de part et d'autre des muscles dorsaux ; ce sont deux formations allongées, étranglées en leur milieu ; leurs extrémités antérieures divergent, leurs extrémités postérieures se fusionnent dans la paroi ventrale de l'aorte, immédiatement en arrière des muscles pharyngiens dorsaux (« Pharyngealganglienbrücke » de Nabert). C'est cette formation qui réalise le centre du complexe rétrocérébral ; elle est en effet en continuité avec les corps paracardiaques, avec l'aorte, avec les nerfs paracardiaques et allates. En raison de sa structure histologique qui sera décrite plus

loin, je propose pour elle le nom de « *lame*, ou *masse*, *fibro-gliale* ». Immédiatement en arrière d'elle se trouvent les deux corps allates, nettement sphériques, situés de part et d'autre de l'aorte et au-dessous d'elle.

Entre le muscle pharyngien dorsal et le corps paracardiaque se trouve un volumineux nerf paracardiaque, provenant en réalité de la fusion de deux racines; l'une, ventrale et interne, a un trajet intracérébral analogue

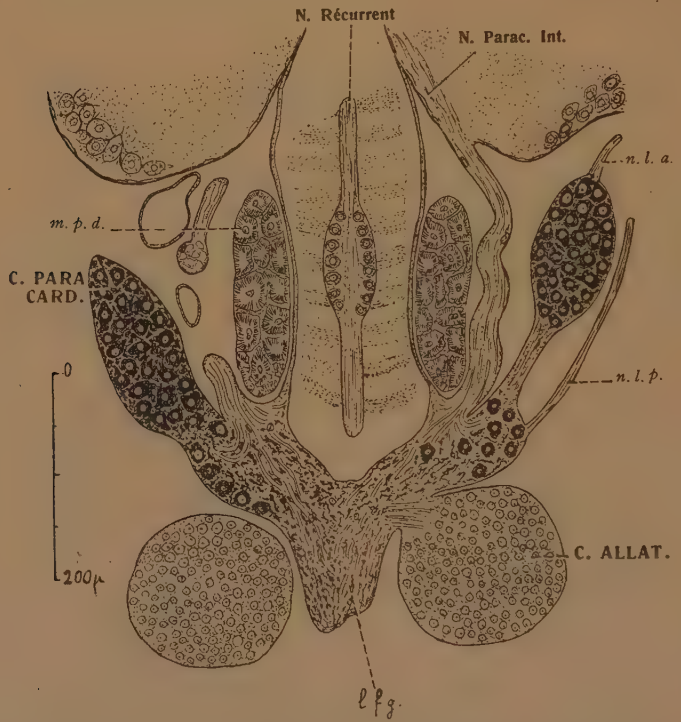


Fig. 68. — *Naucoris* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. Entre les deux muscles pharyngiens dorsaux (*m. p. d.*) on voit le sympathique au-dessus du pharynx et les parois latérales de l'aorte. Remarquer l'étranglement qui sépare en deux les corps paracardiaques. La forme en Y de la lame fibro-gliale (*l. f. g.*) est bien visible. Remarquer également les deux nerfs latéraux, antérieur et postérieur (*n. l. a.* et *n. l. p.*).

au nerf paracardiaque interne des autres Insectes ; l'autre, dorsale et externe, est l'homologue par son trajet intracérébral du nerf paracardiaque externe. Le tronc commun ainsi formé se dirige en arrière et se jette dans la partie latérale de la lame fibro-gliale, donc dans la moitié postérieure du corps paracardiaque. Un petit rameau du nerf paracardiaque interne paraît innerver le muscle pharyngien ventral (fig. 66).

Deux collatérales externes émanent de chaque corps paracardiaque. L'une se détache de son extrémité antérieure (nerf latéral antérieur, n. l. a.),

l'autre de sa moitié postérieure (nerf latéral postérieur, n. l. p.). Ces deux nerfs d'égale grosseur, convergent en avant, s'unissent et le tronc commun ainsi réalisé va se jeter dans le nerf mandibulaire (fig. 66). C'est, semble-t-il, le nerf latéral postérieur qui a été décrit par GRAICHEN comme un nerf paracardiaque externe venant du cerveau.

Ce même schéma général se retrouve chez les autres genres. Chez *Notonecta* je n'ai observé que le nerf latéral antérieur, dont la destinée est d'ailleurs la même. Une particularité frappante de *Notonecta* est l'existence d'un pont de cellules paracardiaques passant en avant des muscles pharyn-

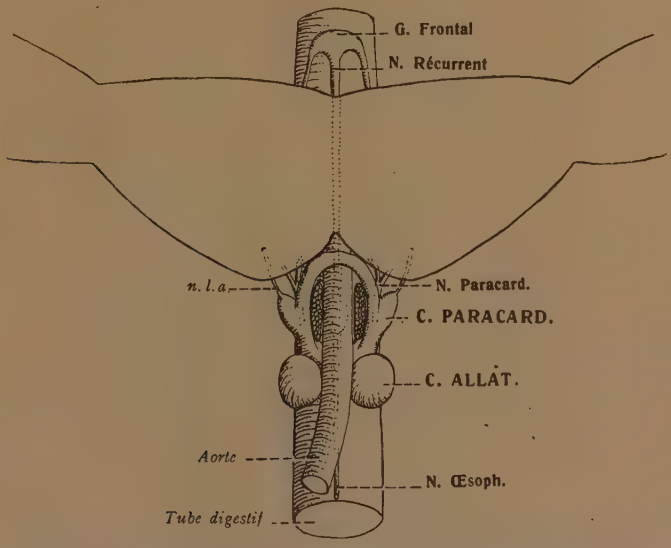


Fig. 69. — *Notonecta glauca*; schéma général, vue dorsale. Remarquer le nerf latéral antérieur (*n. l. a.*) et le pont antérieur et sus-aortique formé par les expansions des corps paracardiaques.

giens dorsaux et au-dessus de l'aorte (fig. 69). Ce pont se détache latéralement des corps paracardiaques au-dessus des points où pénètrent en eux les nerfs paracardiaques. Chez *Nepa* l'aspect général est le même que chez *Naucoris*. Chez *Ranatra* enfin l'allongement de l'animal détermine un étirement antéro-postérieur du complexe cérébral : les glandes sont situées très en arrière, dans le prothorax (fig. 70), nerfs et corps paracardiaques sont au même niveau que l'œsophage, alors que les corps allates remontent de part et d'autre de l'aorte. Le nerf latéral postérieur se détache, non plus du côté externe, mais du côté interne du corps paracardiaque.

Les *corps allates* des Cryptocérates n'ont aucune particularité. Ce sont deux formations sphériques, nettement indépendantes l'une de l'autre, situées de chaque côté de l'angle formé par la séparation de l'aorte et de l'œsophage. Chacun est relié à la lame fibro-gliale par un très court nerf allate (voir la fig. 68). Chez *Naucoris* leur diamètre est de 300 à 350 μ.

Ils sont constitués par un groupement homogène de cellules de mêmes dimensions, à gros noyaux nucléolés.

C'est dans les *corps paracardiaques* que résident toutes les particularités des Cryptocérates, qui sont au nombre de trois : situation et trajet des nerfs paracardiaques, division en deux des corps paracardiaques, individualisation d'une lame fibro-gliale.

Le nerf paracardiaque, formé par ses deux racines, interne et externe,

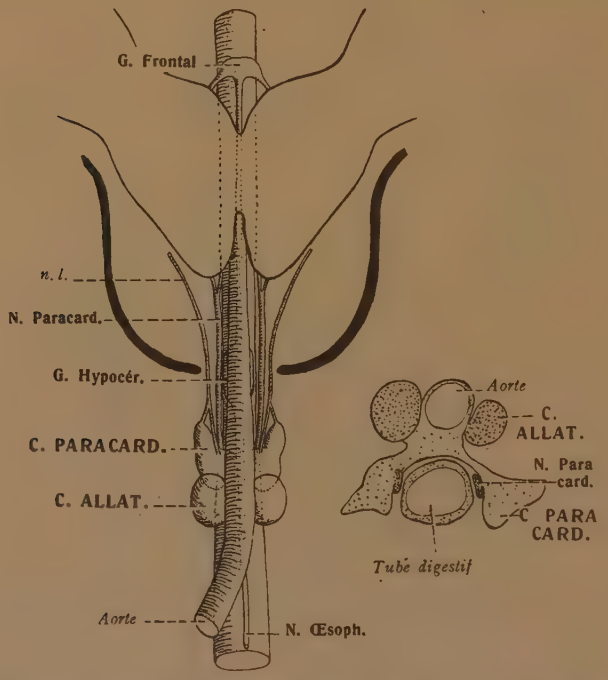


Fig. 70. — *Ranatra linearis* ; schéma général, vue dorsale. Le gros trait noir indique le pourtour postérieur de la tête. A droite est schématisée la disposition respective des corps allates et paracardiaques. *n. l.* : nerf latéral.

possède en effet un trajet très particulier qui va se retrouver chez les autres Hémiptères et qui s'annonçait déjà chez les Psoques et les Thysanoptères. Il est en effet complètement séparé de la paroi aortique par un muscle pharyngien, alors que chez les Polynéoptères ce muscle était situé entre le nerf paracardiaque interne et l'externe. Autre caractère, spécial à certains Hémiptères : le nerf paracardiaque se jette dans la partie postérieure du corps paracardiaque, à sa jonction avec la lame fibro-gliale qui sert de carrefour à toutes les formations du complexe rétro-cérébral.

La division en deux parties de chaque corps paracardiaque s'annonçait déjà chez les Psoques. Ici elle est particulièrement nette, que le corps paracardiaque soit allongé comme chez *Naucoris* et *Notonecta*, ou qu'il soit

trapu comme chez *Nepa* et *Ranatra*. Cette division se marque à l'extérieur par un étranglement dans le premier cas (fig. 68) par un simple sillon dans le second (fig. 71). Chez *Naucoris* l'étranglement est particulièrement net : à la partie supérieure du corps paracardiaque, les cellules des deux portions sont au contact (fig. 68 à gauche), mais à la partie inférieure elles sont

Fig. 71. — *Nepa cinerea* : coupe horizontale du corps paracardiaque droit ; Champy-hématoxyline. On distingue nettement les deux moitiés : l'antérieure formée de cellules et de prolongements très chromophiles, la postérieure dont les éléments sont moins foncés et qui est plus riche en fibres nerveuses.

séparées par une lame qui ne contient que des fibres nerveuses (fig. 68, à droite).

La partie antérieure du corps paracardiaque est caractérisée par l'abondance de cellules et de prolongements très fortement chromophiles. Il est facile d'y étudier la constitution de ces éléments qui sont bien reconnaissables (voir le chapitre XI). Par contre on n'y voit que peu de fibres nerveuses. Chez *Naucoris*, les cellules chromophiles sont nombreuses et réparties uniformément dans toute la masse de cette portion (fig. 68). Chez

Notonecta elles ont également une répartition uniforme, mais sont moins nombreuses (voir la fig. 160). Chez *Nepa* au contraire, ces éléments sont nombreux, mais les corps cellulaires sont tous disposés à la périphérie, alors que le centre est rempli par les prolongements chromophiles, ce qui forme une masse ressemblant vaguement à un neuropile, mais très sombre et hétérogène (fig. 71).

La partie postérieure du corps paracardiaque est non moins caractéristique. Ses cellules chromophiles sont moins nombreuses et moins chromophiles, les éléments chromophobes gliaux plus nombreux ainsi que les fibres nerveuses. Les premières sont situées plus ou moins nettement à la périphérie, laissant au centre une zone d'aspect neuropilaire contenant les fibres nerveuses et des prolongements qui, bien qu'étant qualitativement du type « chromophile », le sont moins que ceux de la partie antérieure. Par leur aspect général (fig. 71) ces cellules se rapprochent davantage des éléments nerveux ganglionnaires. Il semble bien cependant que leurs prolongements soient du type « pseudopodique » et non du type neurite. La richesse en fibres nerveuses de cette partie postérieure s'explique par le fait que, dans cette portion, sur son bord interne, arrive le nerf paracardiaque dont les fibres se déploient en éventail, certaines retournant en avant vers la partie antérieure du corps paracardiaque, d'autres se continuant vers les corps allatés ou vers l'aorte.

C'est à la suite de la partie postérieure du corps paracardiaque, et en continuité avec elle, que se trouve la *lame fibro-gliale*. De par sa situation même son importance paraît grande : elle constitue un véritable carrefour entre les deux corps paracardiaques, les deux nerfs paracardiaques, les deux corps allates et l'aorte. Elle est en effet située dans la paroi ventrale de l'aorte qui est considérablement épaissie à ce niveau (fig. 67). Sa forme générale est en Y (fig. 68). Les deux branches latérales se raccordent aux corps paracardiaques. La branche postérieure se prolonge dans la paroi ventrale de l'aorte. A ce niveau, celle-ci qui était jusque-là strictement appliquée contre le tube digestif, se sépare de ce dernier. La branche postérieure de la lame fibro-gliale apparaît donc comme l'équivalent des nerfs aortiques. D'ailleurs, sur une coupe transversale, on y voit deux renflements qui correspondent sans doute chacun à un contingent de fibres nerveuses.

La structure de la lame fibro-gliale est très caractéristique. Elle comprend d'abord de nombreuses fibres nerveuses qui proviennent des nerfs paracardiaques et vont, soit aux corps allates, soit au vaisseau dorsal. Elle contient ensuite de fines formations chromophiles, soit extrémités de prolongements pseudopodiques des cellules chromophiles, soit gouttelettes sécrétées par ces mêmes éléments et migrant le long des nerfs, soit plutôt les deux simultanément (fig. 72); on les observe assez loin dans la paroi ventrale de l'aorte et il est probable que c'est par leur intermédiaire que passe dans l'aorte la sécrétion paracardiaque. Enfin les éléments propres de la lame fibro-gliale paraissent être des cellules identiques aux cellules chromophobes des corps paracardiaques eux-mêmes. Mais elles sont ici beaucoup plus nombreuses. Seul leur noyau est apparent; il est ovalaire, mesurant 6 μ sur 4 μ, pâle, contenant trois à quatre mottes de chromatine.

Le cytoplasme ne peut être délimité; peut-être même ces éléments forment-ils un syncytium. Après une imprégnation osmique on observe de nombreux petits dictyosomes qui paraissent se former au contact du noyau, dans une couche osmiophile de la membrane nucléaire (fig. 72). Ces cellules chromophobes sont probablement des éléments gliaux.

Enfin, un dernier caractère, négatif celui-là, des corps paracardiaques des Cryptocérates est l'absence d'anastomoses endocrino-sympathiques. Je n'en ai observé aucune sur mes coupes sériées.

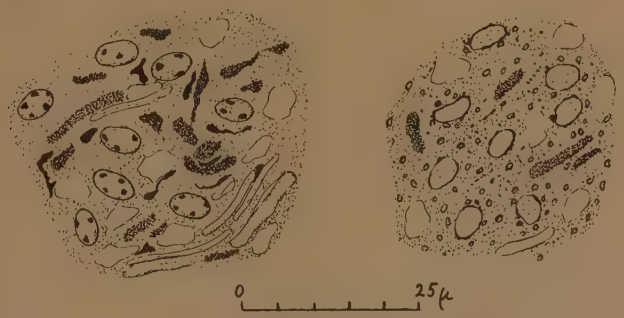


Fig. 72. — *Notonecta glauca*; détails cytologiques de la lame fibro-gliale. A gauche (Champy-hématoxyline) on reconnaît les fibres nerveuses, des formations chromophiles plus ou moins foncées et les noyaux du type chromophobe. A droite (Champy, imprégnation osmique de 4 jours) on voit les nombreux dictyosomes des cellules chromophobes, ainsi que l'osmiophilie de certaines membranes nucléaires.

En résumé :

— système sympathique primitif : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf œsophagien impair,

— nerfs paracardiaques internes et externes fusionnés sur presque toute leur longueur, indépendants seulement en arrière du cerveau,

— nerfs paracardiaques situés en dehors des muscles pharyngiens et se jetant dans la partie postérieure des corps paracardiaques,

— corps paracardiaques divisés nettement en deux portions : antérieure à cellules fortement chromophiles, postérieure à cellules moins chromophiles et riche en fibres nerveuses,

— les extrémités postérieures des corps paracardiaques se fusionnent pour former une lame fibro-gliale située dans la paroi ventrale de l'aorte,

— corps allates pairs, bien individualisés, reliés à la lame fibro-gliale par des nerfs allates très courts.

2. Hétéroptères gymnocérates.

Nabert (1913) étudia d'une façon très détaillée les corps allates de *Pyrrhocoris apterus* et de *Gerris lacustris*. Contrairement aux Cryptocérates, il n'existe dans ces genres qu'un seul corps allate, impair, très volumineux

chez *Pyrrhocoris* où il est situé en position asymétrique. Chez *Gerris* sa taille est moyenne et sa position symétrique.

A propos de ses recherches expérimentales, Wigglesworth (1936) donne une description rapide et un schéma simple du corps allate du *Rhodnius prolixus*. La même année, Pflugfelder, étudiant le système nerveux des Rhynchotes, décrit très rapidement les glandes rétrocérébrales de divers Gymnocérates : un corps allate d'origine probablement double, deux *corpora cardiaca* contenant des cellules ganglionnaires avec gouttes de sécrétion et innervés par des neurones de la *pars intercerebralis*. Hanström (1942) confirme ces constatations et donne deux photographies, l'une de *Rhodnius*, l'autre de *Pentatoma*.

Mes observations ont porté sur les espèces suivantes :

Pentatomidæ :	*Eurygaster maurus* L.
	Eurydema festivum L.
	Pentatoma rufipes L.
	Chlorochroa juniperina L.
Coreidæ :	*Syromastes marginatus* L.
Pyrrhocoridæ :	*Pyrrhocoris apterus* L.
Lygaeidæ :	*Lygaeus equestris* Fabr.
Gerridæ :	*Gerris lacustris* L.
Reduviidæ :	*Rhinocoris iracundus* Scop.
	Rhodnius prolixus Stal.
Cimicidæ :	*Cimex lectularius* L.
Capsidæ :	*Orthocephalus* sp.

Dans ces différentes espèces, l'aspect des corps paracardiaques est très homogène : seul varie celui du corps allate. Ce dernier est toujours unique, mais sa taille est très différente selon les groupes. Les deux extrêmes en

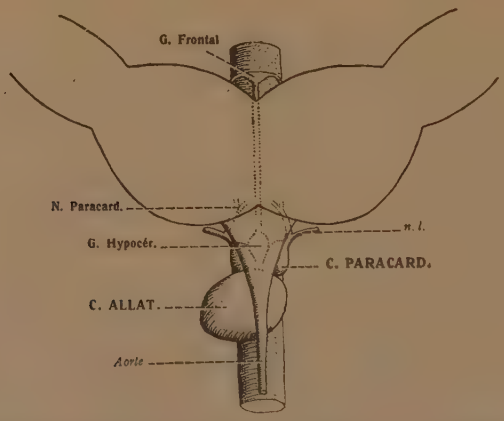


Fig. 73. — *Pyrrhocoris apterus* ; schéma général, vue dorsale. Remarquer la grande taille du corps allate et sa situation asymétrique. *n. l.* : nerf latéral.

cela paraissent être d'une part *Pyrrhocoris* qui possède un très gros corps allate (fig. 73), d'autre part *Lygæus* dont le corps allate minuscule est encastré dans la partie postérieure des corps paracardiaques et dans la

paroi ventrale de l'aorte (fig. 74 et 78). Entre ces deux extrêmes, le type moyen, le plus courant, est représenté par les *Pentatomidæ* (fig. 75), *Coreidæ*, *Gerridæ*, *Cimicidæ* et *Capsidæ* (fig. 80) où le corps allate est de taille moyenne et situé comme chez *Pyrrhocoris*. Les *Reduviidæ* (fig. 76) ont un corps allate plus gros, qui se rapproche de celui de *Pyrrhocoris*.

Ce corps allate impair des Gymnocérates a une origine probablement double, encore que l'on ne puisse bien définir s'il est innervé par deux groupes de fibres correspondant aux deux nerfs allates. Il est en effet appliqué tout contre la partie postérieure du corps paracardiaque, ce qui supprime toute individualité aux nerfs allates. Placé dans l'angle aorto-œsophagien, sa situation est tout à fait classique sauf chez *Lygæus*, où, comme il a été mentionné plus haut, il fait à la fois saillie dans les corps paracardiaques et dans l'aorte (fig. 78); cette disposition tout à fait particulière dans le groupe, se retrouvera à titre également exceptionnel chez une Cicadelle.

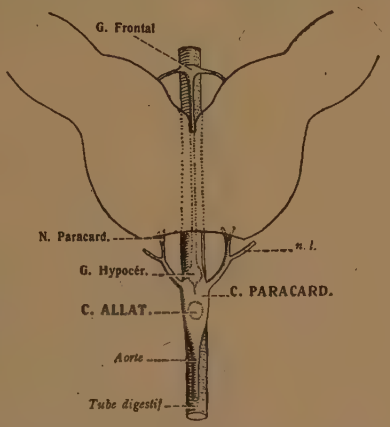


Fig. 74. — *Lygæus equestris* : schéma général, vue dorsale. Corps allate très réduit et enchassé sous l'aorte. *n. l.* : nerf latéral.

A part les variations de volume, de forme et de position du corps allate, le complexe rétrocérébral des Gymnocérates est assez homogène.

Le sympathique est identique à celui des Cryptocérates : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf œsophagien impair.

Les corps paracardiaques constituent deux masses latéro- et sous-aortiques, fusionnées par leur extrémité postérieure et entre lesquelles s'encastre en avant le ganglion hypocérébral (fig. 73, 74, 76, 77, 78). En arrière les corps paracardiaques sont limités par un plan transversal chez la plupart des Gymnocérates. Chez *Lygæus* au contraire, en raison de l'insertion du corps allate, la partie médiane commune aux deux corps paracardiaques est

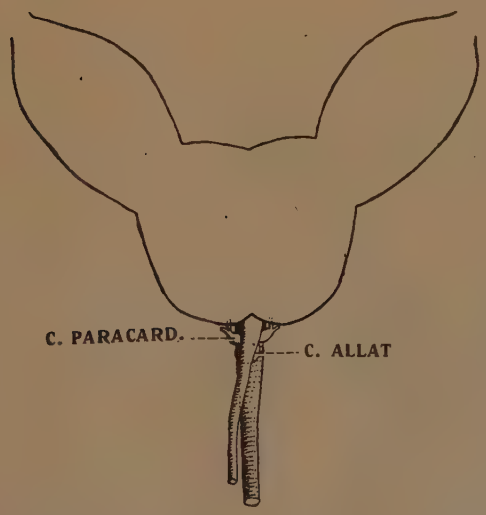


Fig. 75. — *Pentatoma rufipes* ; schéma général, vue dorsale. Corps allate de dimensions moyennes placé comme chez *Pyrrhocoris*. Le système sympathique n'est pas représenté.

refoulée en avant et chacun des deux se termine en pointe dirigée en arrière (fig. 74 et 78).

La plus grande partie du corps paracardiaque est ainsi située sous l'aorte et non indépendamment d'elle comme chez les Cryptocérates. Néanmoins

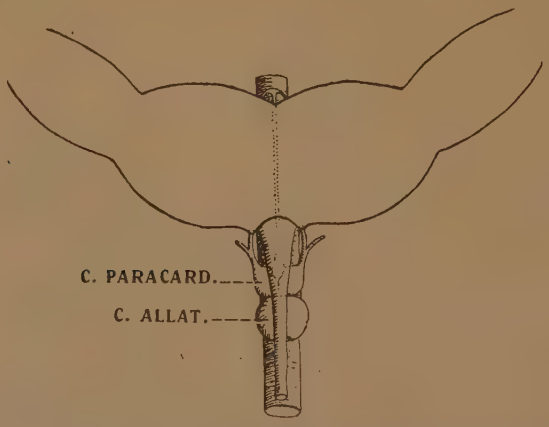


Fig. 76. — *Rhinocoris iracundus* ; schéma général, vue dorsale. Corps allate d'assez grande taille, placé comme chez *Pyrrhocoris*.

le nerf paracardiaque, qui se jette à l'extrémité antérieure du corps paracardiaque, n'est pas situé dans la paroi aortique, mais en dehors d'elle séparé le plus souvent par une trachée (fig. 77 et 78).

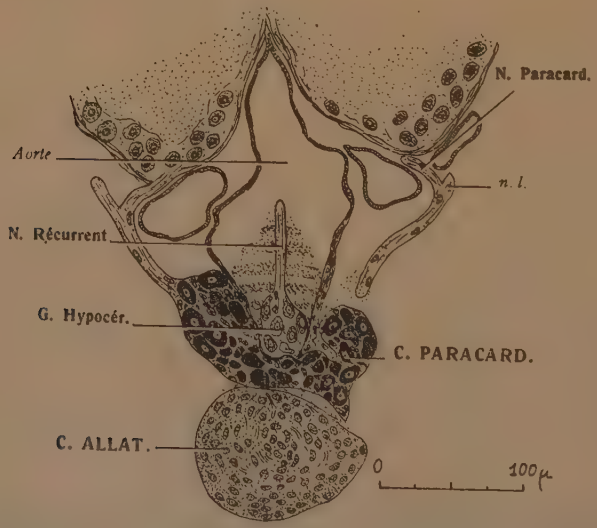


Fig. 77. — *Pyrrhocoris* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. Remarquer les trachées qui séparent les nerfs paracardiaques de l'aorte. *n. l.* : nerf latéral.

Comme chez les Cryptocérates, chaque nerf paracardiaque est formé par deux racines, l'une interne et ventrale, l'autre externe et dorsale qui correspondent aux nerfs paracardiaques interne et externe des autres groupes. Mais ici ces racines sont très peu individualisées; elles s'unissent en effet très près de leur sortie du cerveau (fig. 78, à droite). Il est facile de suivre, près de leur émergence, leur trajet intracérébral, le long de la face inféro-interne pour la racine interne, en pleine masse cérébrale pour la racine externe.

Immédiatement en arrière de la jonction des deux racines, un nerf assez

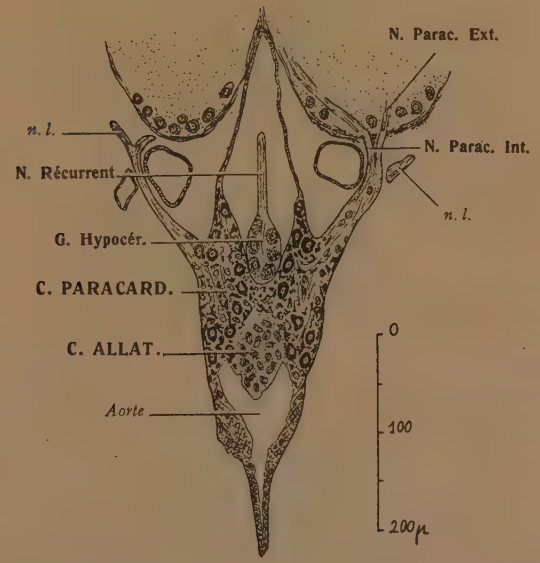


Fig. 78. — *Lygæus equestris* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. On voit très nettement l'enchâssement du corps allate dans les corps paracardiaques et l'aorte. Entre le ganglion hypocérébral et le corps allate est une ébauche de lame fibro-gliale. *n. l.* : nerf latéral.

volumineux (n. l.) se sépare du nerf paracardiaque. Comme il se dirige en avant il pourrait être interprété par erreur comme un nerf paracardiaque externe. Il n'en est rien cependant car il ne se jette pas dans le cerveau, mais passe sous lui. Je n'ai pu en suivre la destinée exacte ; elle est probablement identique à celle du nerf latéral des Cryptocérates, qui va se perdre dans le nerf mandibulaire. Il s'agit donc là d'une simple collatérale externe céphalique.

Contrairement aux Cryptocérates, le ganglion hypocérébral et les corps paracardiaques sont en contact direct. Il est probable qu'ils échangent alors des anastomoses.

La structure des nerfs paracardiaques est relativement simple. Ils contiennent de grandes cellules chromophiles dont les prolongements se voient

assez mal et qui sont tassées les unes contre les autres. Entre elles sont quelques noyaux de cellules chromophobes et des fibres nerveuses venant des nerfs paracardiaques, dont certaines se rendent aux corps allates. Les deux corps paracardiaques sont fusionnés pas leur extrémité postérieure en général, par la partie inférieure de leur face interne chez *Lygæus*. La portion commune ne contient pas de cellule chromophile, mais seulement

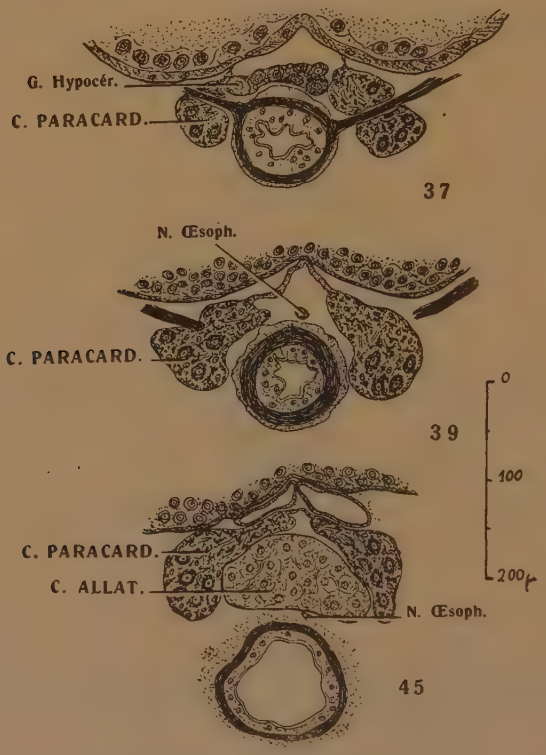


Fig. 79. — *Eurydema festivum* ; coupes transversales sériées ; trichrome de Masson.

leurs prolongements et des cellules chromophobes ; elle constitue donc l'équivalent ébauché de la lame fibro-gliale des Cryptocérates.

La structure du corps allate est du type classique : amas de cellules homogènes à noyau volumineux (15 µ environ) et clair (fig. 81). Elles sont tassées à la périphérie en affectant une disposition plus ou moins épithéliale. Au centre elles sont moins denses et laissent entre elles des espaces clairs qui contiennent çà et là des fibres nerveuses. Les cellules allates centrales sont souvent allongées ou fusiformes. Tous ces éléments contiennent d'assez abondantes mitochondries, granulaires ou filamenteuses.

En résumé :

— système sympathique primitif : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf œsophagien impair,

— nerfs paracardiaques internes et externes fusionnés sur presque toute leur longueur et situés en dehors de la paroi aortique,

— corps paracardiaques sous-aortiques fusionnés seulement par leur

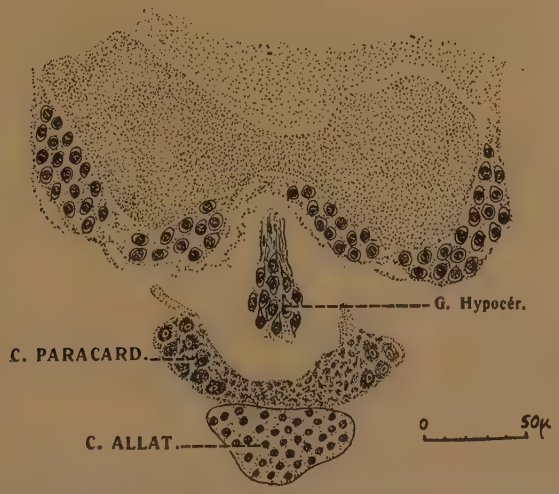


Fig. 80. — *Orthocephalus*; coupe horizontale; hématéine-éosine. Remarquer la lame fibro-gliale qui unit les deux corps paracardiaques en avant des corps allates.

Fig. 81. — *Pyrrhocoris*; coupe horizontale du corps allate; Champy-hématoxyline.

extrémité postérieure, ou parfois par leur bord interne (cas de *Lygæus*) ; leur partie commune réalise une ébauche de lame fibro-gliale,

— corps allate impair, situé dans l'angle aortico-œsophagien, de taille variable très volumineux chez *Pyrrhocoris*, moyen chez la plupart des Gymnocérates. Chez *Lygæus*, il est très réduit et enchassé dans les corps paracardiaques et sous l'aorte.

3. Homoptères auchénorrhynques : *Cicadidæ*.

Le complexe rétrocérébral étant bien différent chez les grandes Cigales *(Cicadidæ)* et chez les autres familles des Cicadaires, l'exposé doit les distinguer.

La seule étude qui a été faite chez les *Cicadidæ* est celle de Pflugfelder (1936) portant sur *Cicadetta* et sur *Dundubia* (de Sumatra). La descrip-

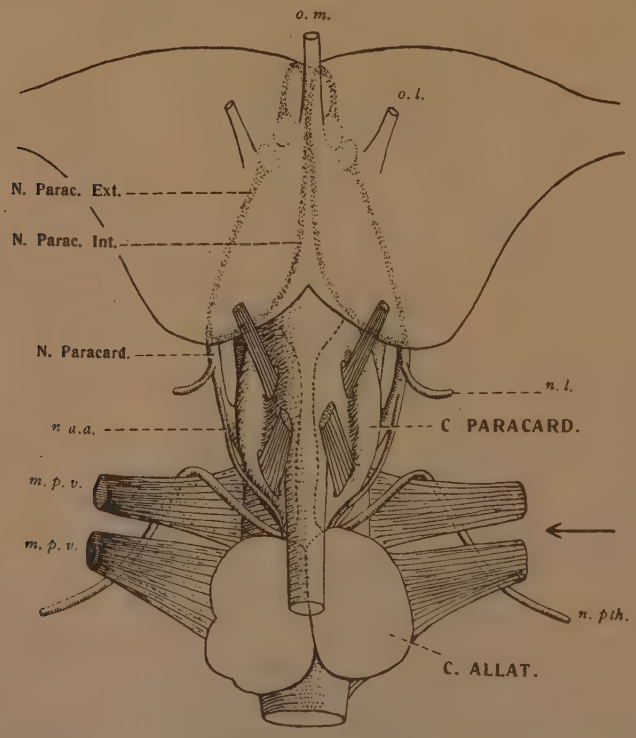


Fig. 82. — *Tettigia orni* ; schéma général, vue supérieure. Remarquer les muscles pharyngiens dorsaux qui traversent les corps paracardiaques. La flèche de droite indique la limite de la tête et du prothorax. Les trajets intracérébraux des nerfs paracardiaques sont indiqués en pointillé. *m. p. v.* : muscles pharyngiens ventraux ; *n. a. a.* : nerf allate accessoire ; *n. l.* : nerf latéral ; *n. pth.* : nerf prothoracique ; *o. m.* et *o. l.* : nerfs des ocelles médian et latéraux.

tion des glandes rétrocérébrales est d'ailleurs très rapide. Les corps allates sont pairs, mais contigus, et lobulés. Pflugfelder s'attache surtout à préciser leur innervation. Il n'observe qu'une seule paire de nerfs, mais qui est formée par la fusion de trois racines. La première vient de la *pars intercerebralis*, où elle prend naissance dans un groupe cellulaire voisin du nerf ocellaire médian. Son trajet intracérébral, avec entrecroisement avec son homologue, est celui du nerf paracardiaque interne des autres groupes.

La seconde racine prend naissance à côté de la première, un peu plus en dehors, et se dirige tout droit vers son émergence ; elle correspond au nerf paracardiaque externe. Enfin la troisième, plus courte, provient du trito-

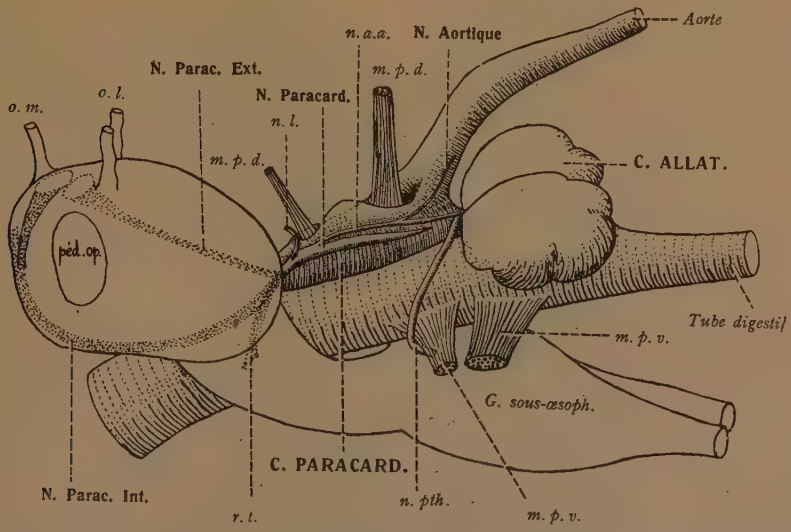


Fig. 83. — *Tettigia orni* ; schéma général, vue latérale. *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux ; *n. t.* : racine tritocérébrale du nerf paracardiaque ; *m. p. v.*, *n. a. a.*, *n. l.* et *n. pth.*, *o. m.* et *o. l.* voir la figure précédente.

cérébrum, elle ne paraît pas avoir d'équivalent connu dans les autres groupes.

J'ai repris cette étude sur les espèces communes de notre Midi : *Cicada plebeja* L., *Tettigia orni* L., *Cicadetta montana* Scop. La seconde, bien que moins grande que la première se prête plus facilement aux dissections en raison de ses corps allates teintés en jaune brun et non transparents comme chez *Cicada*.

Chez ces grandes espèces, la morphologie générale des formations rétrocérébrales est particulièrement complexe. Les figures 82 et 83 en donnent une représentation d'ensemble chez *Tettigia*. Le sympathique est par contre très simple : ganglion frontal, nerf récurrent sans particularités qui se divise à la hauteur du complexe rétrocérébral en plusieurs branches disposées en éventail le long de l'œsophage. A l'endroit de cette division, on

trouve quelques cellules ganglionnaires, ce qui représente un équivalent de ganglion hypocérébral.

En arrière du cerveau, l'aorte est étroitement accolée à l'œsophage ; elle s'en sépare ensuite pour devenir libre. Les corps paracardiaques sont situés au niveau de la partie accolée, les corps allates sont dans l'angle aortico-œsophagien, à la limite de la tête et du prothorax.

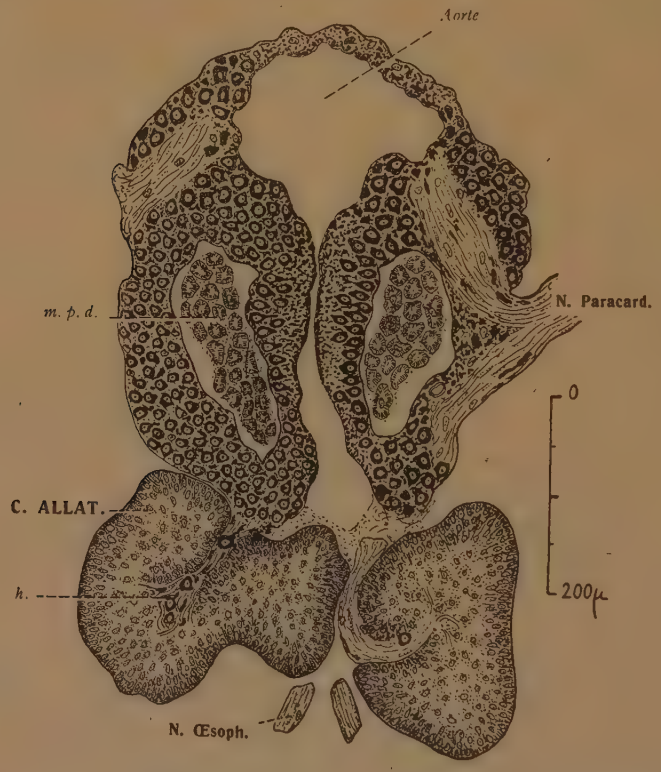


Fig. 84. — *Tettigia orni* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. Remarquer les muscles pharyngiens dorsaux (*m. p. d.*) qui traversent les corps paracardiaques, et les cellules chromophiles qui pénètrent dans les hiles (*h*) des corps allates.

Les corps paracardiaques se trouvent dans la paroi aortique même et se fusionnent par leurs régions ventrales et dorsales. Ils se développent particulièrement du côté externe si bien qu'ils entourent complètement la base des muscles dilatateurs dorsaux du pharynx (fig. 82 et 83, mpd, voir aussi la figure 84). L'aorte se dégage de la face supérieure de leur extrémité postérieure (fig. 83). Les corps allates, appendus à l'extrémité postérieure des corps paracardiaques, sont accolés l'un à l'autre et situés dans l'angle aortico-œsophagien. Leur disposition est souvent un peu asymétrique (fig. 82). Ils sont nettement polylobés, bien qu'ovoïdes dans l'ensemble.

Les deux nerfs allates sont courts et ne se voient assez bien que sur les coupes sériées.

L'innervation de ces glandes se fait par deux volumineux nerfs paracardiaques issus de la face postérieure du cerveau, qui après un court cheminement libre, se jettent dans les faces externes des corps paracardiaques. Sur coupes (fig. 84) on voit alors que les fibres se divisent en deux groupes se dirigeant l'un vers l'avant, l'autre vers l'arrière. Le long de son trajet libre, ce nerf produit deux collatérales importantes. La première (n. l. des figures 82 et 83) se dirige en dehors et en haut et va se perdre dans les parties latérales de la tête. La seconde (n. a. a.) continue la direction générale du nerf paracardiaque en passant d'abord au-dessus de lui, puis en longeant la face externe du corps paracardiaque. Il va enfin se jeter dans le corps allate près de la ligne médiane ; il constitue ainsi un *nerf allate accessoire*. De son bord supérieur se détache un petit *nerf aortique* (fig. 83).

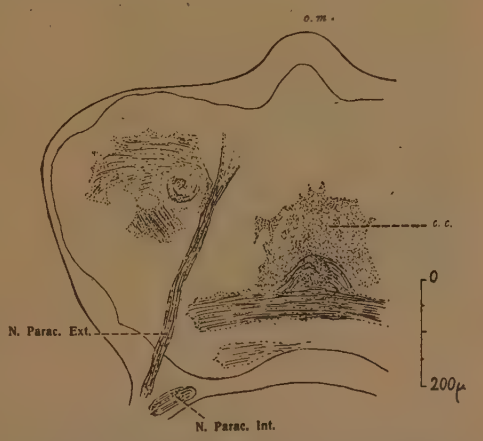


Fig. 85. — *Cicada plebeja* : coupe transversale oblique passant dans l'axe du nerf paracardiaque externe ; Champy-hématoxyline. On voit le nerf paracardiaque externe qui va se terminer en arrière et en dehors du nerf de l'ocelle médian (*o. m.*) coupé lui-même très en arrière. Les cellules ganglionnaires ne sont pas représentées. *c. c.* : corps central.

Une formation bien particulière aux Cicadaires est un nerf relativement gros (n. pth. : *nerf prothoracique*) qui se détache de la jonction des corps paracardiaques et des corps allates, tout près du nerf allate accessoire. Ce nerf se dirige d'abord en avant et en dehors, cheminant à la surface d'un muscle pharyngien ventral (m. p. v.). Arrivé au bord antérieur de ce muscle, il le contourne, passe en dessous de lui et revient en arrière en se dirigeant toujours en dehors, passe en dessous du pont chitineux séparant la tête du prothorax, puis en dessous également d'un autre muscle pharyngien ventral (m. p. v.) et s'éloigne latéralement dans le prothorax. Son trajet prothoracique est alors assez long. Dans la partie latérale du prothorax, il s'anastomose avec un nerf venant du ganglion prothoracique. Je n'ai pu le suivre au delà.

Ainsi que l'a montré Pflugfelder (1936) chez *Dundubia*, chaque nerf paracardiaque est formé, immédiatement avant sa sortie du cerveau, par trois racines intracérébrales qu'il est relativement facile de suivre sur les coupes sériées de cerveau après fixation au Champy.

La racine interne, équivalent du nerf paracardiaque interne provient d'un groupe cellulaire de la *pars intercerebralis* situé en dehors et en arrière de l'insertion du nerf ocellaire médian (fig. 82, n. o. m.). Les fibres se dirigent

d'abord en avant et en bas, s'entrecroisent avec leurs homologues sur la face antérieure du cerveau, passent sur sa face inférieure en longeant toujours la surface, atteignent enfin leur point d'émergence. C'est donc le trajet classique du nerf paracardiaque interne.

La racine externe provient d'un groupe cellulaire situé en arrière et en dehors du précédent, mais en avant et en dedans du nerf ocellaire latéral; son origine est donc beaucoup plus interne que dans les autres groupes. De là les fibres se dirigent directement à travers la masse cérébrale (fig. 85) vers leur point d'émergence.

Quant à la racine tritocérébrale (fig. 83), très courte, elle provient du tritocérébrum et remonte directement vers le point d'émergence où les trois rameaux se fusionnent.

Fig. 86. — *Tettigia orni*; détail de la partie médiane des corps paracardiaques: Champy-imprégnation osmique. On voit les prolongements sécréteurs des cellules paracardiaques.

La *constitution des corps paracardiaques* s'homologue facilement avec les autres groupes. Les cellules chromophiles, réparties de façon homogène (fig. 84) sont très nombreuses. Celles qui bordent la lumière aortique se disposent perpendiculairement à elle et prennent une polarisation nette (fig. 86), leurs prolongements étant tournés vers elle. Les cellules chromophobes sont peu nombreuses. A la partie supérieure de l'aorte, les deux corps paracardiaques sont en continuité, mais ils sont très minces : ils ne contiennent pas de cellules chromophiles, mais seulement des prolongements et des cellules chromophobes.

Les corps allates sont polylobés. Le nerf allate pénètre soit par leur face antérieure (fig. 84, à gauche), soit par leur face interne (fig. 84, à droite). Le lieu de cette pénétration constitue un véritable hile (fig. 84, *h*) à partir duquel les fibres nerveuses essaiment dans l'organe. Le nerf allate, qui a traversé le corps paracardiaque, entraîne souvent avec lui des cellules chromophiles jusqu'au sein du corps allate, ce qui indique l'étroite liaison fonctionnelle de ces deux organes. Le nerf allate accessoire mentionné plus haut pénètre en général par un hile secondaire qui ne contient pas de cellules chromophiles.

Les cellules des corps allates, très nombreuses et de petite taille, sont tassées à la périphérie, et réparties au centre d'une façon plus lâche. Souvent elles sont disposées en tourbillons. Les mitochondries ne sont pas apparentes.

En résumé :

— sympathique primitif avec ganglion hypocérébral réduit; le nerf œsophagien est remplacé par de nombreux rameaux en éventail,

— nerfs paracardiaques internes et externes distincts seulement dans leur trajet intracérébral. Leur fusion se fait avant la sortie du cerveau. Ils se fusionnent également au même point avec un faisceau tritocérébral,

— corps paracardiaques très développés, péri- et latéro-aortiques, englobant les insertions des muscles pharyngiens dorsaux,

— corps allates pairs mais contigus, polylobés, innervés par deux paires de nerfs, l'une venant des corps paracardiaques, l'autre directement des nerfs paracardiaques. Le hile des corps allates contient souvent des cellules chromophiles aberrantes.

4. Homoptères auchénorrhynques : Cercopidæ, Jassidæ, Membracidæ.

Les Cicadelles forment un ensemble assez homogène dont les organes rétrocérébraux se distinguent de ceux des Cigales par un seul corps allate, et par une structure générale plus simple.

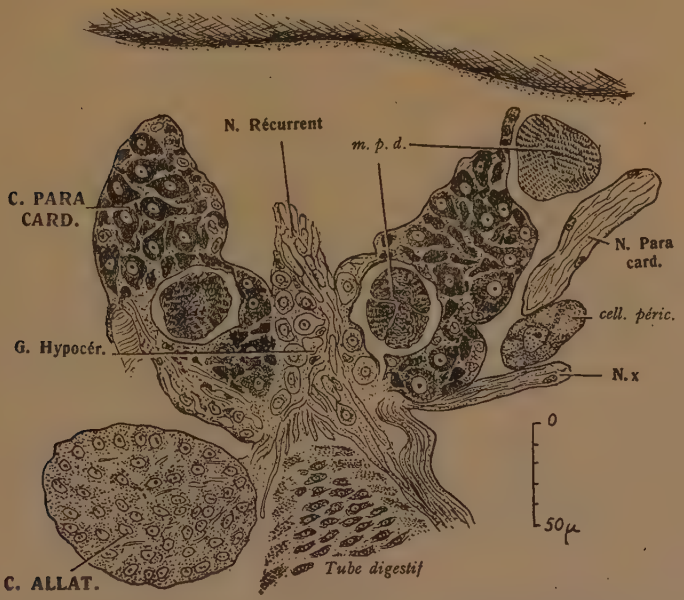


Fig. 87. — *Triecphora* ; coupe horizontale ; Champy-hématoxyline. On voit en haut la limite postérieure du cerveau. *cell. péric.* cellule péricardiale ; *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux ; *N. x.* : nerf latéral peut-être homologue du nerf prothoracique des Cigales.

Bugnion (1908) fit déjà ces constatations chez *Fulgora maculata*, puis Nabert (1913) chez *Typhlocyba rosæ*. Pflugfelder (1936) qui a étudié le système nerveux de plusieurs Cicadelles, ne donne pas de description précise de leurs glandes rétrocérébrales.

J'ai étudié dans ce but plusieurs espèces :

Cercopidæ : *Triecphora sanguinolenta* L.
Aphrophora sp.
Jassidæ : *Tettigonia viridis* L.
Deltocephalus pulicaris Fall.
Membracidæ : *Ceresa bubalus* Fabr.

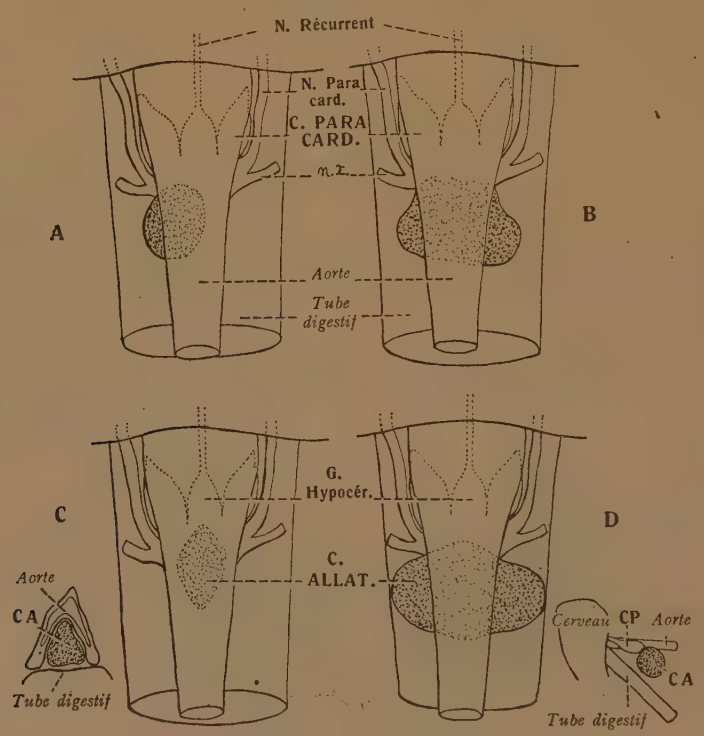


Fig. 88. — Aspect du complexe rétrocérébral chez diverses Cicadelles. *A : Triecphora. B : Tettigonia. C : Deltocephalus ;* le petit schéma de gauche montre, sur une coupe transversale, la saillie que fait le corps allate dans l'aorte. *D : Ceresa ;* le petit schéma de droite représente une vue de profil. Le corps allate est en grisé. *n. x.* : nerf latéral peut-être homologue du nerf prothoracique des Cigales.

Le système sympathique est identique à celui des grandes Cigales. Les corps paracardiaques rappellent par contre beaucoup plus ceux des Gymnocérates, avec la différence cependant qu'ils englobent un muscle pharyngien (fig. 87). Ils contiennent de grandes cellules de chromophilie diverse, les plus chromophiles étant situées en avant, les autres en arrière dans la partie qui est juxtaposée au ganglion hypocérébral. Il existe, comme chez les Cigales, une seule paire de nerfs paracardiaques (fig. 88). Je n'ai pu en déterminer les racines ni en suivre le trajet intracérébral ; il est probable

que sa constitution est identique à celle des Cigales. Le nerf paracardiaque longe le corps paracardiaque sur sa face externe et ne l'aborde qu'à son extrémité postérieure. De cet endroit se détache un nerf assez volumineux (n. x.) qui se dirige latéralement et paraît homologue au nerf prothoracique des Cigales, mais je n'ai pu préciser sa destinée.

Le corps allate unique est situé immédiatement en arrière des corps paracardiaques et sous l'aorte, dans l'angle aortico-œsophagien. Ses dimensions, sa forme et sa situation varient selon les espèces. Chez *Triecphora* et *Aphrophora* il est de dimensions moyennes (100 μ dans son plus grand axe), ovoïde et déporté latéralement (fig. 88, A). Chez *Tettigonia*, il est volumineux, médian et à peu près symétrique, en forme de sacoche (fig. 88, B). Chez *Deltocephalus*, ses dimensions petites, sa situation encastrée en arrière des corps paracardiaques et saillante sous l'aorte (fig. 88, C) rappelle, par un curieux phénomène de convergence, l'aspect identique que l'on observe chez *Lygæus*. Enfin chez *Ceresa* (fig. 88, D), ce corps allate est très volumineux, situé dans l'angle aortico-œsophagien qui est largement ouvert au point même que les corps paracardiaques ne sont plus au contact de l'œsophage.

En résumé, le complexe rétrocérébral des Cicadelles ne se différencie de celui des Cigales que par le corps allate unique et la plus grande simplicité de la distribution nerveuse.

5. Homoptères sternorrhynques : Pucerons.

Le corps allate impair d'un *Aphis* sp. a été observé par Nabert (1913). Dans son travail sur le système nerveux des Rhynchotes, Pflugfelder (1936) décrit rapidement le corps allate et les deux *corpora cardiaca* de *Pemphigus bursarius*. Mes observations ont porté sur trois espèces : *Macrosiphum rosæ* Réaumur, *Aphis* sp. et *Pemphigus* sp. Les organes rétrocérébraux sont particulièrement nets chez ce dernier : ils sont bien espacés et l'aorte est bien développée. Chez *Macrosiphum* et *Aphis* au contraire, les corps paracardiaques sont difficiles à repérer et l'aorte mal développée.

Le sympathique est du type habituel des Hémiptères : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, nerf œsophagien.

Les glandes rétrocérébrales sont en rapport direct avec l'aorte qui est située sur un plan nettement supérieur à celui de l'œsophage. En arrière du cerveau, l'aorte constitue une nappe reliée aux lobes protocérébraux par de petits tractus fibreux (l., fig. 89) qui ne contiennent aucune structure nerveuse. C'est au niveau des corps paracardiaques que l'aorte se rétrécit. Ce sont deux formations grossièrement triangulaires, à sommet externe. Ils contiennent de nombreuses cellules d'aspect ganglionnaire.

Par son sommet externe, chaque corps paracardiaque reçoit un nerf paracardiaque, à trajet assez long, constitué par la fusion de deux racines intracérébrales. En arrière de son point de pénétration dans le corps paracardiaque un autre long nerf sort de celui-ci et se dirige en arrière (nerf postérieur, n. p.).

De l'angle postéro-interne de chaque corps paracardiaque part un nerf allate, plus ou moins confondu au début avec la paroi aortique, mais qui s'en dégage en arrière. Le corps allate impair a une origine nettement double, la fusion s'étant faite sous l'aorte : une coupe horizontale au niveau de l'aorte découpe nettement deux lobes latéraux (fig. 90) innervés chacun par un nerf allate, alors qu'une coupe passant sous l'aorte ne

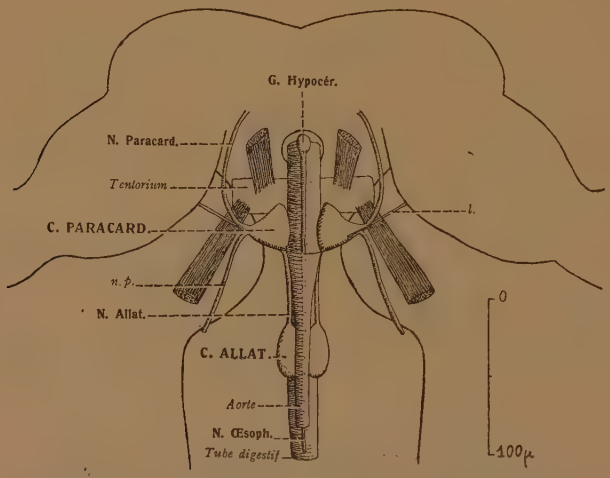


Fig. 89. — *Pemphigus* ; schéma général, vue supérieure. La nappe aortique est sectionnée au-dessus des corps paracardiaques ; on n'en voit que les ligaments latéraux (*l.*). Les 4 muscles qui sont représentés vont s'insérer sur le tentorium. *n. p.* : nerf postérieur.

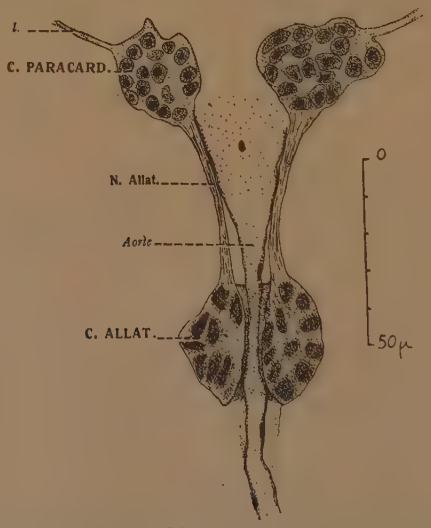


Fig. 90. — *Pemphigus* ; détails des glandes rétrocérébrales.
Sur une coupe horizontale hématéine-éosine. *l.* : ligaments aortiques latéraux.

montre qu'une seule masse bilobée. Ce corps allate est constitué par une vingtaine de cellules identiques à répartition homogène.

Chez les Pucerons, la disposition générale des glandes rétrocérébrales rappelle donc dans l'ensemble ce que l'on observe chez les Cicadelles et les autres Hémiptères :

— deux corps paracardiaques situés dans la paroi aortique,

— un corps allate bilobé situé sous l'aorte, avec deux nerfs allates bien individualisés.

Les rapports des glandes avec l'aorte sont conservés. Il n'en est pas de même dans les deux groupes suivants et c'est en raison de cette particularité que les Pucerons ont été étudiés avant les Psylles.

6. Homoptères sternorrhynques : Psylles.

Les glandes endocrines rétrocérébrales des Psylles n'ont pas, du moins à ma connaissance, été encore étudiées. Pflugfelder (1936) a seulement décrit leur système nerveux central. J'ai pu les observer chez *Homotoma ficus* Guer. Leur aspect est bien différent de celui des Hémiptères précédemment mentionnés.

L'aorte est rudimentaire, débutant seulement dans le prothorax au

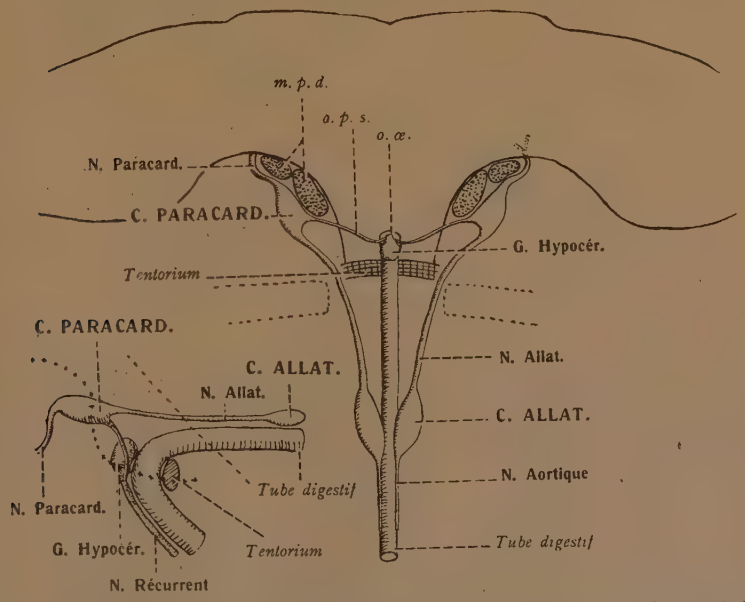


Fig. 91. — *Homotoma ficus* ; schéma général ; vue supérieure. En bas et à droite est un schéma de profil. Les corps allates sont rapprochés sur la ligne médiane (disposition variable dans la même espèce). Les +++ indiquent le contour du cerveau. En ——— limites de la tête et du prothorax. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *m. p. d.* : muscles pharyngiens; *o. œ.* : orifice du collier péri-œsophagien.

niveau des corps allates, ou bien n'existe pas. Cette variation s'observe facilement dans la même espèce. En arrière du cerveau, en situation assez haute et très latérale, sont les corps paracardiaques formés de 3 ou 4 cellules et reliés au cerveau par une paire de nerfs paracardiaques disposés en dehors des muscles pharyngiens (fig. 91). J'ai pu reconnaître sur des coupes sériées à chaque nerf paracardiaque deux racines intracérébrales

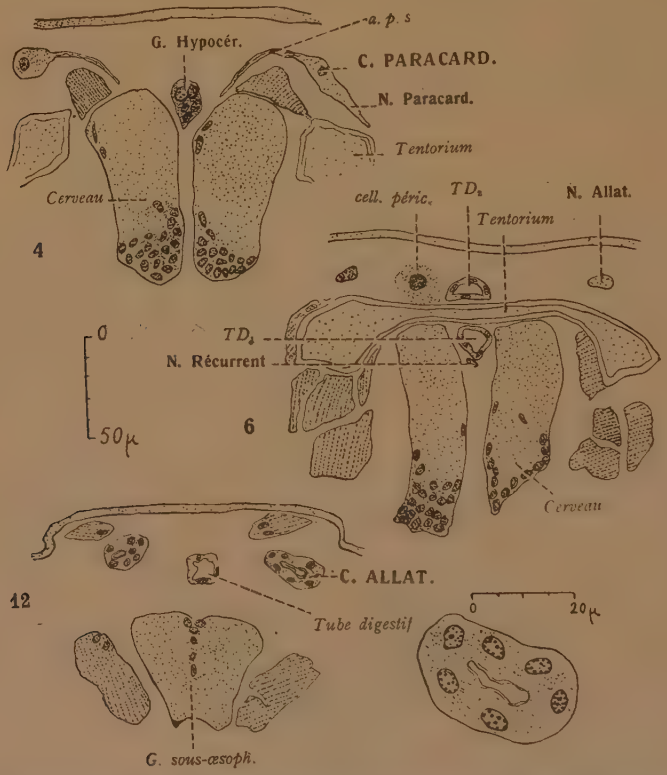


Fig. 92. — *Homotoma ficus* ; coupes transversales sériées ; hématéine-éosine. La coupe 4 est au niveau des corps paracardiaques et du ganglion hypocérébral. La coupe 6 au niveau du tentorium montre les deux portions du tube digestif recourbé (TD_1 et TD_2). La coupe 12 au niveau des corps allates. En bas et à droite, un corps allate est représenté à un plus fort grossissement. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *cell. péric.* : cellule péricardiale.

dont les trajets correspondent aux nerfs paracardiaques internes et externes. De l'extrémité interne de chaque corps paracardiaque part un long et fin nerf qui va rejoindre l'extrémité antérieure du ganglion hypocérébral ; c'est une anastomose paracardio-sympathique (a. p. s.).

De l'extrémité postérieure de chaque corps paracardiaque part un long et robuste nerf qui se dirige en dedans, passe dans le prothorax, et se termine par un renflement : le corps allate. Il existe deux corps allates bien distincts, fusiformes qui sont composés (fig. 92) de 8 à 10 cellules à

disposition épithéliale autour d'une vacuole centrale bien limitée. La situation des corps allates varie selon deux types :

1° chez les individus qui possèdent une aorte rudimentaire, les deux corps allates sont contigus par leur extrémité postérieure et forment le plancher de l'aorte qui apparaît à leur niveau. Ils se prolongent chacun en arrière par un nerf aortique (fig. 91),

2° chez les individus sans aorte, les corps allates demeurent bien écartés l'un de l'autre (fig. 92) et ne se prolongent pas par un nerf aortique.

Le système sympathique comprend un ganglion frontal, un nerf récurrent et un ganglion hypocérébral nettement visible, situé sur la partie la plus antérieure de la courbe œsophagienne (fig. 92, coupe 4). Je n'ai pas observé de nerf œsophagien.

En résumé, les glandes rétrocérébrales des Psylles sont du type latéralisé. Les corps allates sont doubles et situés dans le prothorax, loin en arrière des corps paracardiaques.

7. Homoptères sternorrhynques : Coccides.

Les Cochenilles n'ont été étudiées jusqu'à présent que par Pflugfelder (1936), chez *Lecanium corni*. Il en décrit rapidement les corps paracardiaques, mais insiste sur les corps allates. Il signale en particulier leur dimor-

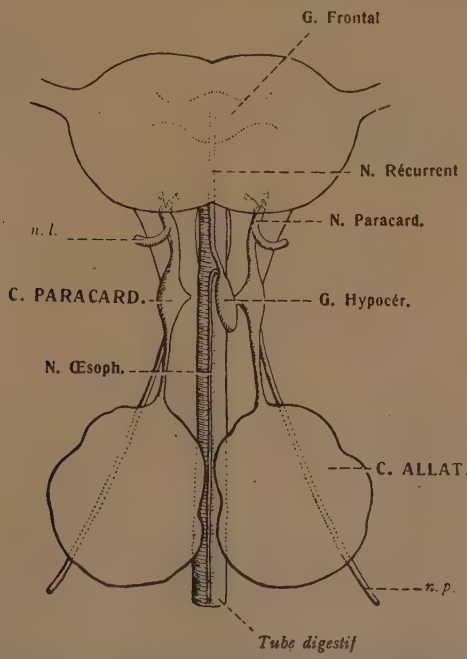


Fig. 93. — *Pulvinaria mesembrianthemi* ; schéma général, vue dorsale antérieure. Remarquer la grande taille des corps allates. Le corps paracardiaque gauche a été séparé du ganglion hypocérébral. *n. l.* : nerf latéral ; *n. p.* : nerf postérieur.

phisme sexuel et leur gigantisme chez la femelle adulte. La représentation qu'il en donne chez la larve rappelle franchement les corps allates des Psylles.

Mes observations ont porté sur des femelles adultes de *Pulvinaria mesembrianthemi*, qui se trouve en abondance sur les Mésembrianthèmes du jardin du laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer.

Le système sympathique présente une particularité notable : la position atypique du ganglion hypocérébral. En raison de l'emplacement très postérieur du rostre, comme chez tous les Sternorrhynques, le ganglion

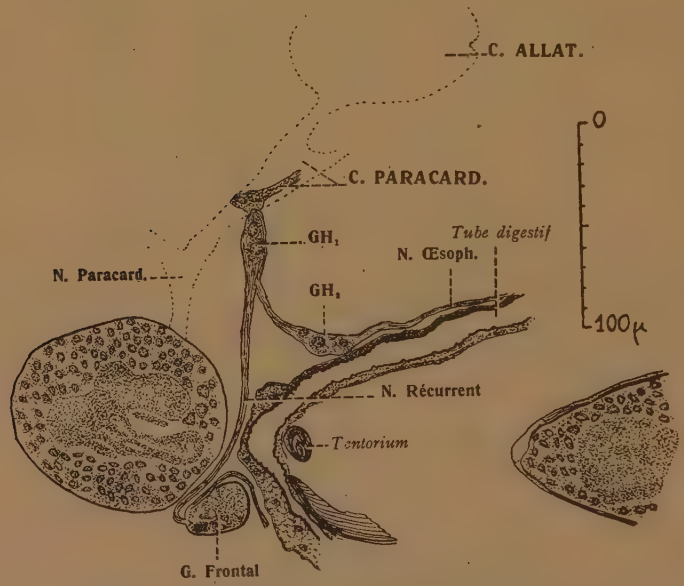


Fig. 94. — *Pulvinaria* ; coupe sagittale ; trichrome de Masson. Remarquer le trajet du nerf récurrent, le dédoublement du ganglion hypocérébral (GH_1 et GH_2) et la situation très particulière de sa première portion, entre les corps paracardiaques. En pointillé : projection des glandes rétrocérébrales d'après la coupe représentée sur la figure suivante.

frontal est situé sous le cerveau (fig. 93 et 94). Le nerf récurrent part de son pôle antérieur, passe entre lui et le cerveau pour rejoindre la face supérieure de l'œsophage. Mais, après avoir traversé le collier péri-œsophagien, il s'écarte de celle-ci en prenant une direction verticale, si bien que le ganglion hypocérébral se trouve sur un plan supérieur à celui du cerveau (fig. 93 et fig. 94, GH_1). Du pôle inférieur de ce ganglion, par où arrive le nerf récurrent, part un nerf qui se dirige, en bas et en arrière, vers la face supérieure de l'œsophage. Au contact de celle-ci il se renfle et contient quelques cellules ganglionnaires (GH_2), puis se continue par le nerf œsophagien à situation normale. Le ganglion hypocérébral est donc divisé en deux masses : l'une (GH_1) située loin de l'œsophage, entre les deux corps paracardiaques, l'autre (GH_2) en position normale.

Les deux corps paracardiaques sont situés latéralement par rapport à la première partie du ganglion hypocérébral et anastomosés à celui-ci par leur face interne. Ils sont peu développés et ne contiennent que 6 à 10 cellules. Chacun est innervé par un nerf paracardiaque épais qui donne naissance, sur son bord externe, à un nerf latéral (fig. 93 et 95). Chaque nerf paracardiaque possède deux racines intracérébrales correspondant aux nerfs internes et externes des autres Insectes. Sur la figure 95 on voit nettement le trajet de la racine externe qui provient de trois ou quatre cellules,

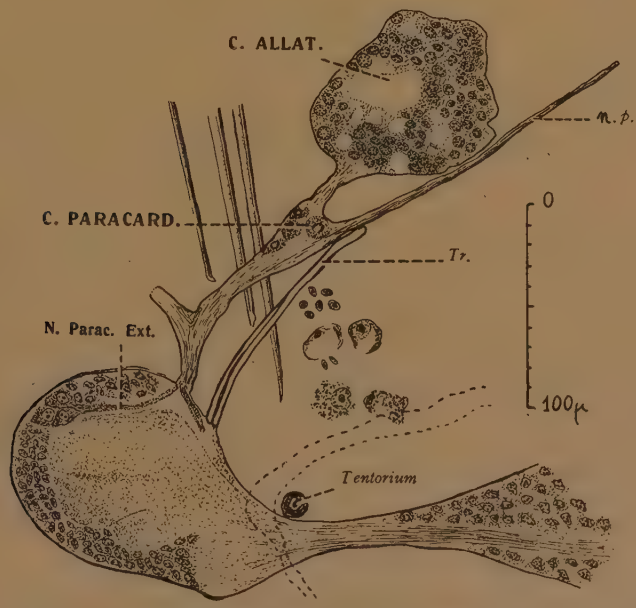


Fig. 95. — *Pulvinaria* ; coupe para-sagittale ; trichrome de Masson. En pointillé est représentée la projection du tube digestif d'après la coupe précédente. Remarquer la situation très haute du corps allate, en relation avec l'inclinaison en avant du cerveau. *n. p.* : nerf postérieur ; *Tr.* : trachée.

situées comme chez les Cigales au voisinage de la *pars intercerebralis*, bien différentes des éléments ganglionnaires qui les environnent : elles sont de taille plus grande ; leur cytoplasme est abondant et plus basophile.

De chaque corps paracardiaque, en plus de l'anastomose paracardio-sympathique mentionnée plus haut, partent deux gros nerfs dirigés en arrière. L'un a une direction postéro-externe et contourne les cellules volumineuses du corps adipeux ; c'est le nerf postérieur (n. p.). L'autre situé au-dessus et en dedans du précédent, est le nerf allate qui, après un trajet relativement court, se jette dans le corps allate correspondant.

Les deux corps allates rapprochés l'un de l'autre par leur face interne, sont de très grande taille chez la femelle adulte : à eux deux leur volume est supérieur à celui du cerveau. Ils sont constitués (fig. 95) par des cellules

homogènes à répartition uniforme, abondantes, dont le cytoplasme contient souvent des petites gouttes de sécrétion colorées par le ponceau du trichrome de Masson. Entre ces cellules existent souvent des vacuoles de taille variable, parfois grande, comme dans le corps allate représenté sur la figure 95.

En résumé, le complexe rétrocérébral des Coccides est assez comparable à celui des Psylles, mise à part la taille énorme des corps allates chez les femelles adultes et la situation paradoxale du ganglion hypocérébral.

CHAPITRE VIII

COLÉOPTÉROÏDES (Coléoptères), NÉVROPTÉROÏDES (Mégaloptères, Planipennes) et TRICHOPTÉROÏDES (Trichoptères, Lépidoptères).

Ce chapitre réunit des groupes d'Oligonéoptères dont les deux paires de nerfs paracardiaques sont bien distinctes dans leur trajet extra-cérébral (caractère primitif). Cette place correspond à la position systématique d'Oligonéoptères primitifs admise pour les deux premiers groupes. Quant aux Trichoptères et Lépidoptères, leur complexe rétro-cérébral est assez particulier : il se rapproche de celui des Névroptéroïdes par des nerfs paracardiaques distincts, mais s'en éloigne par la situation latérale des glandes. D'autre part, les Trichoptères et Lépidoptères sont bien différents des Mécoptéroïdes chez qui les nerfs paracardiaques se fusionnent. Pour ces raisons, je propose de les isoler dans un super-ordre indépendant, celui des Trichoptéroïdes.

1. Coléoptères.

En 1913 Nabert étudia les corps allates de quatre Coléoptères : *Tenebrio molitor*, *Rhagonycha melanura*, *Lampyris splendidula* et *Agelastica alni*. Chez *Tenebrio* il décrivit nettement les « Pharyngealganglien » (corps paracardiaques) appendus aux expansions latérales de l'aorte, de part et d'autre du pharynx ; à leur extrémité inférieure sont les corps allates. Chez les trois autres espèces, les « Pharyngealganglien » ne sont plus en rapport avec l'aorte ; leur taille est plus réduite et les corps allates leur sont accolés. L'ensemble se trouve dans la tête chez *Agelastica*, à la jonction de la tête et du thorax chez *Lampyris* et dans le thorax chez *Rhagonycha*.

Orlov (1924) décrit le système stomatogastrique des larves de Lamellicornes mais non les glandes rétro-cérébrales. Wu (1929) s'occupe également du sympathique de la larve d'*Osmoderma*. Son « sympathique dorsal » comprend un ganglion frontal, un nerf récurrent, un « vagus ganglion » (ganglion hypocérébral) et deux nerfs « stomatogastriques » (n. œsophagiens). Le « sympathique latéral » comprend de chaque côté trois nerfs convergeant vers un premier ganglion latéral ; de ce dernier partent plusieurs nerfs dont l'un aboutit à un deuxième ganglion latéral. Les homologations des formations ainsi décrites sont difficiles à faire.

De Lerma (1937) étudie les « corpi faringei » et les *corpora allata* de divers Coléoptères : *Hydrophilus*, *Dytiscus*, *Cybister*, *Blaps* et *Pimelia*, mais n'en donne une description un peu précise que chez l'Hydrophile. Les corps pharyngiens sont appendus à l'aorte ; ils contiennent des cellules osmiophiles et hématoxylinophiles ; leur disposition générale rappelle plus une glande endocrine qu'un ganglion nerveux. Les corps allates sont reliés eux-mêmes aux corps pharyngiens par un nerf court. De Lerma signale en outre un filet nerveux partant de la face externe des corps pharyngiens et allant aux muscles de la mandibule.

En 1942, Radtke entreprend une étude expérimentale des corps allates de *Tenebrio molitor* et conclut à une inhibition de la métamorphose.

Joly (1945), après une description anatomique et morphologique rapide mais complète, expérimente chez les *Dytiscidæ* adultes et montre l'action des corps allates sur la maturation des œufs.

Les espèces que j'ai utilisées sont données dans la liste suivante, présentée selon la classification de Jeannel et Paulian (1944).

— Adephaga.
Caraboïdea : *Carabus violaceus* L.
Dytiscoïdea : *Dytiscus marginalis* L.
Dytiscus pisanus Lop.
— Haplogastra.
Staphylinoïdea : *Hydrous piceus* L.
Ocypus olens Müll.
Scarabeoïdea : *Melolontha melolontha* L.
— Heterogastra.
Málacodermoïdea : *Lampyris noctiluca* L.
Rhagonycha fulva Scop.
Heteromeroïdea : *Zonabris quadripunctata* L.
Phytophagoïdea : *Cerambyx cerdo* L.
Leptinotarsa decemlineata Stal.

I. — *Adephaga.*

Le sympathique des Carabes et des Dytiques est très réduit (fig. 96) : seuls existent le ganglion frontal et le nerf récurrent qui se poursuit le long de la face dorsale de l'œsophage en demeurant toujours impair. La régression est la même que celle que l'on observe chez les Lépidoptères.

Ainsi que l'a décrit Joly (1945) l'aorte s'étale en arrière du cerveau pour former une nappe aortique dont les parties latérales contiennent les corps paracardiaques. Ceux-ci ne sont en somme qu'appendus à l'aorte et ne l'entourent pas ; ils sont nettement séparés l'un de l'autre. Chacun d'eux reçoit deux nerfs paracardiaques, l'un interne, l'autre externe, de dimensions à peu près égales. De la face latérale du corps paracardiaque part le nerf paracardio-maxillaire (n. p. m.) qui se dirige en avant et en bas et va se jeter, ainsi que l'a décrit Joly, dans le nerf maxillaire.

L'extrémité postérieure du corps paracardiaque se prolonge indépendamment de l'aorte en un appendice assez long auquel est appendu le corps allate, sans que s'individualise de nerf allate proprement dit.

Les glandes endocrines du Dytique sont donc d'un type intermédiaire entre l'hémi-centralisé et le latéralisé : les corps paracardiaques sont bien séparés l'un de l'autre mais conservent encore leurs rapports avec la paroi aortique. Cette même disposition se retrouve chez les Carabes.

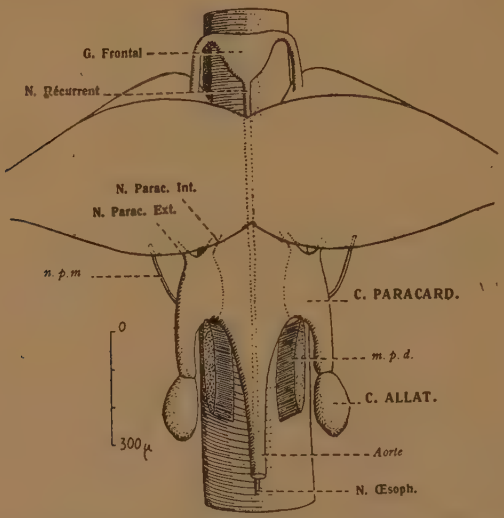


Fig. 96. — *Dytiscus pisanus*, adulte ; schéma général, vue supérieure. Remarquer le sympathique très réduit, les corps paracardiaques bien distincts l'un de l'autre, mais conservant des rapports avec la nappe aortique. *m. p. d.* : muscles pharyngiens ; *n. p. m.* : nerf paracardio-maxillaire.

II. — *Haplogastra.*

Le sympathique paraît assez variable dans ce groupe. Chez les Lamellicornes, ainsi que l'ont déjà décrit Orlov (1924) et Wu (1929) il est du type courant des Oligonéoptères : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral de petites dimensions mais net, deux nerfs œsophagiens. Chez l'Hydrophile, le ganglion hypocérébral a disparu ; le nerf récurrent se bifurque directement en deux nerfs œsophagiens (fig. 97). Chez les Staphylins (*Ocypus olens*, fig. 98), la régression est encore plus poussée et le sympathique rappelle celui des Dytiques par son nerf œsophagien impair continuant directement le nerf récurrent.

Les glandes rétrocérébrales sont par contre assez homogènes et rappellent celles des Adephages. Les corps paracardiaques sont appendus aux expansions latérales de l'aorte, mais leur plus grande partie, formant un appendice dirigé vers le bas et en arrière, est indépendante de celle-ci. Les deux paires de nerfs paracardiaques sont très nettes, ainsi que les nerfs paracardio-maxillaires qui sont identiques à ceux des Dytiques. Les corps allates ne sont pas ovoïdes mais lobés (fig. 97, 98 et 100). Ils sont en

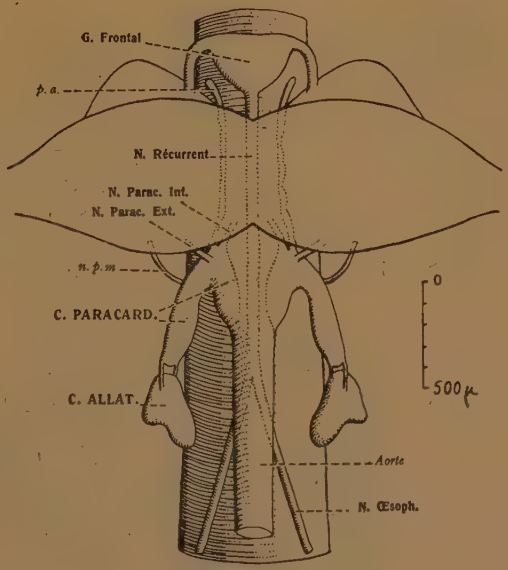


Fig. 97. — *Hydrous piceus*, adulte ; schéma général, vue supérieure. Absence de ganglion hypocérébral, mais deux nerfs œsophagiens. Remarquer le prolongement antérieur des corps paracardiaques (*p.a.*). *n. p. m.* : nerf paracardio-maxillaire.

Fig. 98. — *Ocypus olens*, adulte ; coupes transversales sériées ; trichrome de Masson. La coupe 25 montre le nerf paracardio-maxillaire (*n. p. m.*). Sur la coupe 37, on voit les deux parties des corps paracardiaques : celle qui reste dans la paroi aortique (CP_1), celle qui accompagne le nerf allate (CP_2).

contact direct avec les corps paracardiaques. Chez l'Hydrophile existent de chaque côté deux courts nerfs allates (fig. 97).

Une particularité des corps paracardiaques de l'Hydrophile est d'envoyer un prolongement, mince mais très net, qui traverse le collier péri-œsophagien pour aller presque jusqu'au ganglion frontal (p. a., fig. 97). Ce prolongement est constitué par des amas discontinus de cellules paracardiaques, reliés entre eux par de fins tractus qui paraissent dépendre de la paroi aortique. Cette disposition est ébauchée chez *Ocypus* où les corps paracardiaques s'insinuent en avant dans le collier péri-œsophagien.

Les corps paracardiaques des Haplogastres, comme ceux des Adephages,

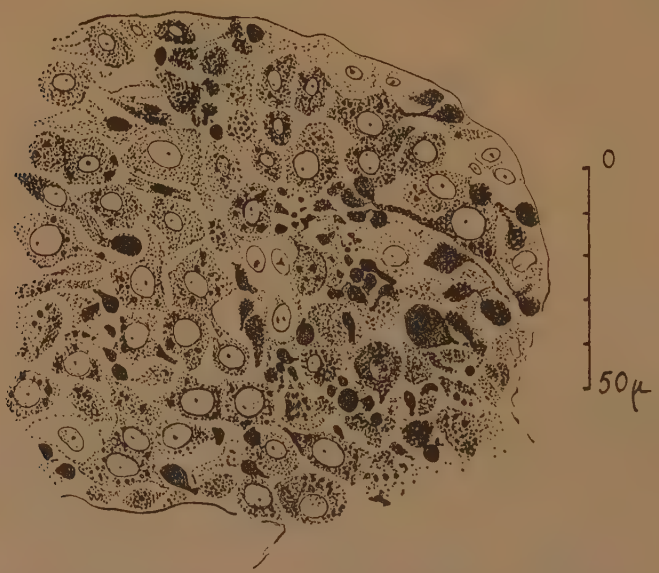


Fig. 99. — *Melolontha*, larve ; détails d'un corps paracardiaque ; Champy-hématoxyline. Très nombreuses cellules chromophiles de petite taille, quelques cellules chromophobes. Il est à noter que les corps paracardiaques de l'Hydrophile ont une structure identique et des éléments de même taille.

sont constitués par un grand nombre de cellules chromophiles, de petite taille (10 à 13 μ), tassées les unes contre les autres, mélangées à des cellules chromophobes dont la structure est tout à fait celle des cellules gliales (fig. 99). La masse du corps paracardiaque est découpée en de nombreux lobules par des cloisons conjonctives dépendant de l'enveloppe. Dans certains de ces lobules les cellules chromophiles se disposent à la périphérie, leurs prolongements pseudopodiques convergeant dans la région centrale.

Les corps allates polylobés contiennent de nombreuses cellules d'un même type. Celles qui sont à la périphérie ont un aspect nettement épithélial : ce sont des éléments bipolaires dont un pôle est appliqué sur la membrane d'enveloppe tandis que l'autre s'enfonce dans la profondeur de l'organe (fig. 100).

Fig. 100. — *Hydrous piceus*, adulte ; corps allate ; Champy-hématoxyline. Remarquer la structure épithélioïde de ses cellules, ainsi que leur faible densité.

=

Fig. 101. — *Hydrous piceus*, adulte ; cellules originelles d'un nerf paracardiaque interne, vues sur une coupe frontale du cerveau ; Champy-imprégnation osmique. Remarquer la belle taille et les nombreux dictyosomes de ces éléments.

=

Chez l'Hydrophile, on peut observer nettement, dans la *pars intercerebralis* moyenne, les cellules originelles des nerfs paracardiaques internes. Ce sont de gros éléments (40 à 50 μ), à cytoplasme abondant, hématoxylinophile et osmiophile (mais moins cependant que les cellules paracardiaques), et contenant d'abondantes mitochondries et dictyosomes (fig. 101). Par ces caractères on les distingue nettement des autres cellules nerveuses.

III. — *Heterogastra.*

Chez les Phytophages (fig. 102) les glandes rétrocérébrales sont en position latérale, mais la partie interne des corps paracardiaques est en continuité avec les expansions latérales du vaisseau dorsal. Les corps paracardiaques sont situés assez près du cerveau ; ils sont allongés et se dirigent latéralement et vers le bas. Accolés à leur extrémité inférieure se trouvent les corps allates, de taille moyenne. Il n'existe pas de nerfs allates bien individualisés.

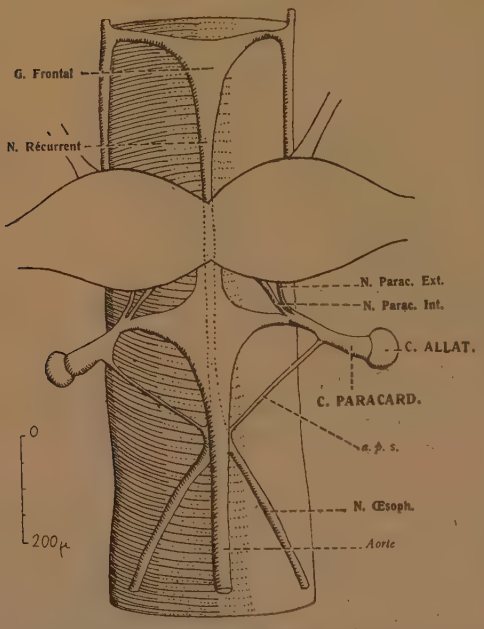


Fig. 102. — *Leptinotarsa*, larve ; schéma général, vue supérieure. Remarquer la latéralisation des corps paracardiaques et la longue anastomose paracardio-sympathique (*a. p. s.*).

De chaque côté, on observe deux nerfs paracardiaques, distincts mais cependant accolés l'un à l'autre. Ils se jettent dans la partie interne du corps paracardiaque correspondant.

Le stomatogastrique est constitué par un ganglion frontal bien développé auquel fait suite un nerf récurrent qui, en arrière du cerveau, se bifurque en deux nerfs œsophagiens sans que s'individualise un ganglion hypocérébral. Un peu avant cette bifurcation, le nerf récurrent est relié aux corps paracardiaques par deux longues anastomoses paracardio-sympathiques (a. p. s.).

Chez les Hétéromères, l'aspect général est à peu près le même (fig. 103). Le sympathique ne comporte pas non plus du ganglion hypocérébral, et le nerf récurrent ne se bifurque pas : il n'existe qu'un seul nerf œsophagien impair. Les corps paracardiaques, situés immédiatement en arrière du cerveau, ne sont en relation avec l'aorte que par leur extrémité interne, d'où se détache également une anastomose paracardio-sympathique. Là encore, on retrouve les deux nerfs

paracardiaques bien individualisés, à trajet court. De l'externe se détache un fin nerf (x, fig. 103) qui se dirige en arrière.

Chaque corps paracardiaque possède un long appendice (ap. c. p.) qui se dirige en bas, en dehors et en arrière, et qui contient les fibres nerveuses se rendant au corps allate. A son extrémité est situé le corps allate, de dimensions moyennes (70 à 80 μ chez *Zonabris*), accolé au tégument postérieur de la tête.

Les Malacodermes (fig. 104) s'écartent beaucoup des types précédemment

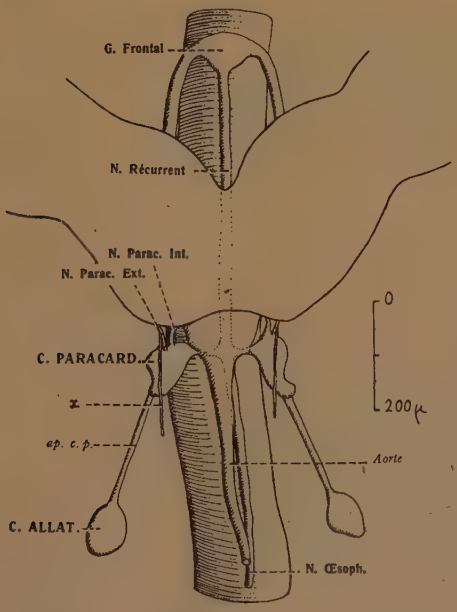


Fig. 103. — *Zonabris*, adulte ; schéma général, vue supérieure. Remarquer les corps paracardiaques latéralisés, leur appendice (*ap. c. p.*) et le rameau x issu du nerf paracardiaque externe.

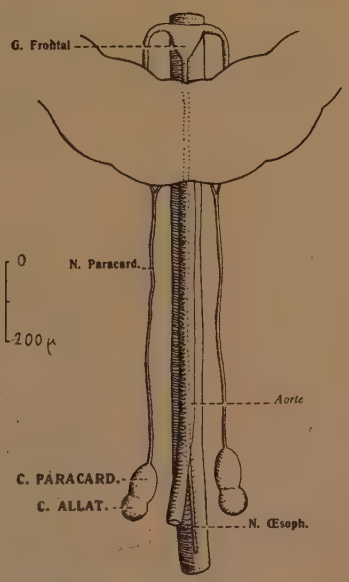


Fig. 104. — *Rhagonycha*, adulte; schéma général, vue supérieure. Type latéralisé distal avec très longs nerfs paracardiaques.

décrits. Les glandes sont du type latéralisé distal, placées loin en arrière du cerveau. Chez *Rhagonycha*, elles sont situées en plein thorax. Corps paracardiaque et corps allate sont intimement accolés et ont perdu toute relation avec l'aorte. Ils sont entourés d'un réseau bien développé de grosses trachées ; l'une d'entre elles creuse sur la face supérieure du corps paracardiaque une dépression profonde (non représentée sur la figure 104), si bien que, sur des coupes transversales, celui-ci prend un aspect en U.

Les deux nerfs paracardiaques se fusionnent dès leur sortie du cerveau pour former de chaque côté un long tronc unique qui chemine lui aussi dans un faisceau de trachées.

Quant au stomatogastrique, il est très réduit : le ganglion hypocérébral n'existe pas et il n'y a qu'un seul nerf œsophagien.

2. Mégaloptères.

Le seul auteur qui se soit occupé des Mégaloptères est Hanström (1942), qui en donne une brève description chez *Sialis*. Il observe les deux paires de nerfs et remarque l'éloignement des corps allates.

J'ai étudié ces formations chez *Sialis lutaria* F. La figure 105 en représente le schéma général. Le sympathique rappelle celui des Orthoptères :

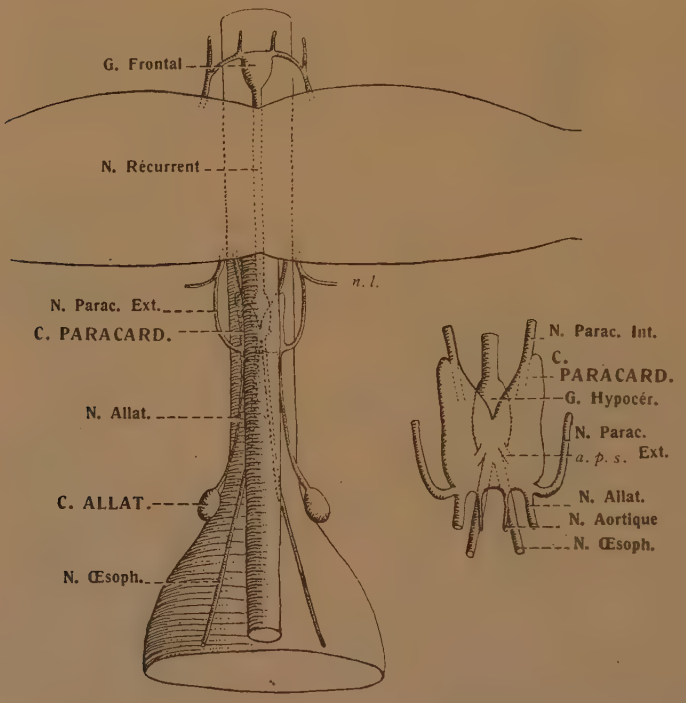


Fig. 105. — *Sialis lutaria* ; schéma général, vue dorsale. Le *nervus connectivus* n'est pas représenté. A droite : schéma plus détaillé de la région hypo-cérébrale, l'aorte étant supposée enlevée. Remarquer les deux nerfs œsophagiens, le long trajet des nerfs paracardiaques externes, l'éloignement des corps allates. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; *n. l.* : nerf latéral.

ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, deux nerfs œsophagiens. Il existe un *nervus connectivus*.

Les *corps paracardiaques* sont situés dans la paroi ventrale de l'aorte, séparés en avant, réunis par leurs extrémités postérieures. La portion médiane recouvre la moitié postérieure du ganglion hypocérébral avec lequel elle échange des fibres nerveuses (anastomose paracardio-sympathique, a. p. s.). L'extrémité antérieure de chaque corps paracardiaque reçoit

par sa face interne un assez gros nerf, court, venant du cerveau, qui est le *nerf paracardiaque interne*. Le *nerf paracardiaque externe* a un trajet beaucoup plus long car il va se jeter dans la partie la plus postérieure du corps paracardiaque en décrivant une grande courbe à convexité externe. Près de sa sortie du cerveau, il donne naissance à un nerf latéral qui va dans la partie latérale de la tête.

Des corps paracardiaques fusionnés en arrière sortent deux paires de

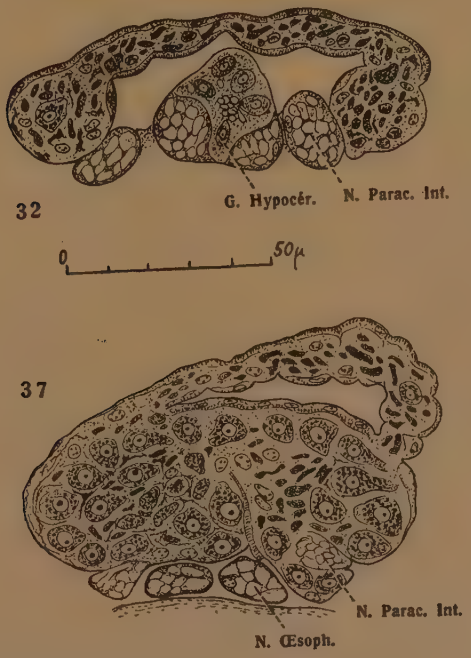


Fig. 106. — *Sialis lutaria* ; coupes transversales sériées ; Champy-hématoxyline. La coupe 32 passe au niveau du ganglion hypocérébral, alors que les corps paracardiaques sont séparés. La coupe 37 montre les parties postérieures fusionnées des corps paracardiaques. Remarquer les cellules chromophobes et les formations chromophiles dans la paroi aortique.

nerfs. La paire interne est formée de deux filets grêles qui suivent la paroi inférieure du vaisseau dorsal ; ce sont les *nerfs aortiques*. La paire externe est formée par les *nerfs allates* plus volumineux. Ceux-ci sont longs et cheminent vers l'arrière en divergeant pour se jeter dans les corps allates.

Les *corps allates* ont une situation latéro-œsophagienne, plutôt ventrale que dorsale, ce qui est un caractère primitif. Ils se trouvent au niveau où l'œsophage se dilate dans le thorax. Ils sont globuleux, de taille moyenne (60 à 70 μ). Dans leur voisinage immédiat se trouvent toujours deux ou trois grosses cellules péricardiales.

La figure 106 montre la *structure générale des corps paracardiaques*.

Ils contiennent de grandes cellules chromophiles, abondantes surtout dans leur partie postérieure (coupe 37 de la figure 106). Les formations chromophiles, prolongements ou gouttes de sécrétion sont relativement peu abondantes. On les observe surtout soit dans les extrémités antérieures des corps paracardiaques soit dans les parois latérales et dorsale de l'aorte qui, sans contenir de cellules chromophiles contiennent cependant des cellules chromophobes.

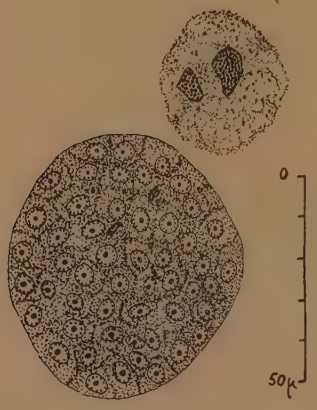


Fig. 107. — *Sialis lutaria*; corps allate. Champy-hématoxyline. Au-dessus est représentée une cellule péricardiale.

Les *corps allates* sont constitués (fig. 107) par des cellules homogènes de taille moyenne à noyau clair nucléolé. Leur cytoplasme contient d'assez nombreuses mitochondries granuleuses. Entre les cellules se voient quelques fibres nerveuses provenant du nerf allate.

En résumé, le complexe rétrocérébral du *Sialis* présente de nombreux caractères rappelant les Orthoptères : sympathique avec deux nerfs œsophagiens mais avec *nervus connectivus*, deux corps allates à situation latérale, éloignés des corps paracardiaques qui demeurent dans la paroi aortique. Une seule différence notable : l'individualisation très nette des nerfs paracardiaques externes qui n'abordent les corps paracardiaques qu'à leur extrémité postérieure.

3. Planipennes.

Nabert (1913) mentionne très rapidement la présence de corps allates chez *Chrysopa*, mais ne les étudie pas. Hanström (1942) donne une description très brève des *corpora cardiaca* et *allata* chez la même *Chrysopa* : fusion des *c. cardiaca* en une formation impaire, corps allates pairs.

Mes recherches ont porté sur divers Planipennes : *Palpares libelluloïdes* Dalm. (adultes et larves), *Creagris plumbeus* Oliv., *Formicaleo tetragrammicus* F. et *Chrysopa vulgaris* L. (adultes et larves). La première espèce est particulièrement recommandable pour les dissections en raison de sa grande taille.

Le système sympathique ne varie pas dans le groupe, il est analogue à celui des *Sialis*, du type Orthoptère mais avec un *nervus connectivus* très net. Prenons pour type de description la larve de *Palpares* (fig. 108). En arrière du cerveau, l'aorte est dilatée ; elle s'étale latéralement pour constituer une disposition qui existe également dans d'autres groupes (Coléoptères), la *nappe aortique* qui englobe l'insertion des muscles pharyngiens dorsaux. Ceux-ci sont enveloppés par une émanation de la paroi aortique, si bien que, dans cette région, l'aorte est divisée en trois portions, l'une médiane, les deux autres latérales en dehors des muscles pharyngiens. Les

corps paracardiaques volumineux mais allongés sont fusionnés dans leur moitié postérieure. Ils ont une forme en Y caractéristique. Les branches antérieures situées sous l'aorte, se recourbent en avant en croissant de façon à rester dans la portion de la paroi aortique qui est à l'intérieur des muscles pharyngiens. Là, leurs extrémités antérieures reçoivent les deux gros *nerfs paracardiaques internes* qui longent la paroi aortique interne, entre celle-ci et les muscles pharyngiens (voir la figure 110). La face externe de chaque branche paracardiaque antérieure reçoit le *nerf paracardiaque interne* qui est situé en dehors de la paroi externe de la nappe aortique. Ce nerf a une disposition particulière qui s'accentuera chez l'adulte : dès sa sortie du cerveau il donne une collatérale externe (n. l.) allant dans les parties latérales de la tête comme chez *Sialis*. Mais ici la collatérale est plus volumi-

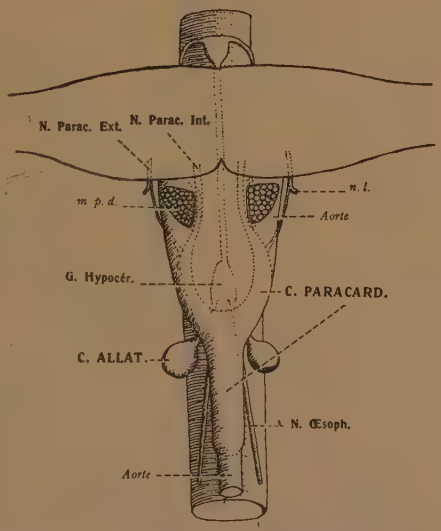


Fig. 108. — *Palpares libelluloides*, larve ; schéma général, vue supérieure. Remarquer la forme particulière des corps paracardiaques. *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux ; *n. l.* : nerf latéral.

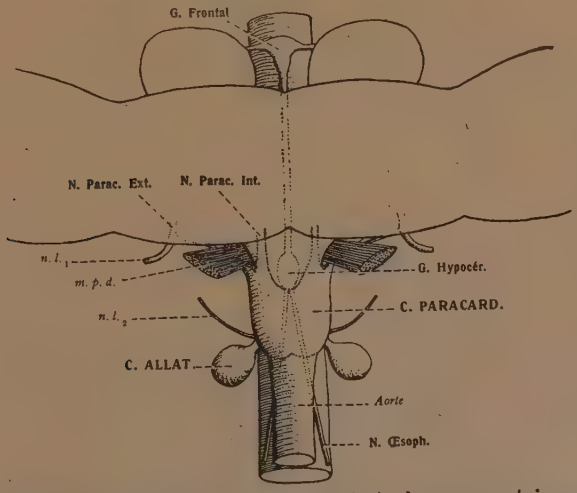


Fig. 109. — *Palpares libelluloides* ; schéma général, vue supérieure. Corps paracardiaques presque complètement confondus. La majorité des fibres du nerf paracardiaque externe va dans le nerf latéral (*n.* l_1). *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux ; *n.* l_1 et *n.* l_2 : nerfs latéraux.

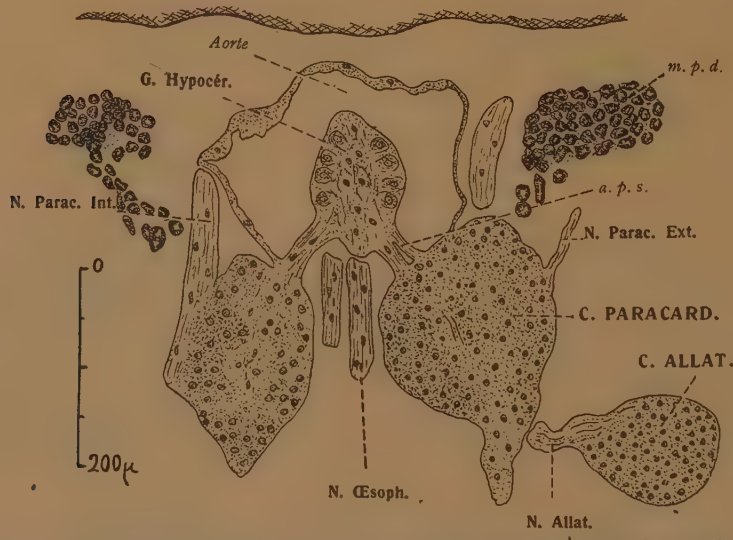


Fig. 110. — *Palpares libelluloïdes* ; coupe horizontale : hématéine-éosine. Les régions latérales de la nappe aortique ne sont pas représentées. Remarquer les anastomoses paracardio-sympathiques (*a. p. s.*). *m. p. d.* : muscles pharyngiens dorsaux.

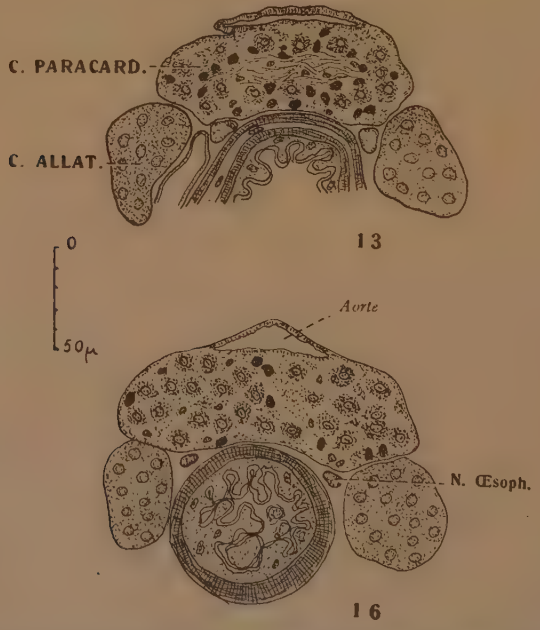


Fig. 111. — *Chrysopa vulgaris* ; coupes transversales sériées : trichrome de Masson. Dans les corps paracardiaques se voient de belles gouttes de sécrétion prenant intensément le ponceau.

neuse que le rameau qui va au corps paracardiaque. Les parties postérieures des corps paracardiaques sont fusionnées et se prolongent sous l'aorte dans la région où celle-ci n'est plus dilatée. A l'endroit où se raccordent les trois branches de l'Y formé par les corps paracardiaques, s'insèrent par deux courts *nerfs allates* les deux *corps allates* latéraux.

Chez les adultes de *Palpares*, seule change la forme des corps paracardiaques : la branche postérieure de l'Y a disparu (fig. 109), les deux branches antérieures ont fusionné et ne sont plus distinctes qu'immédiatement en arrière des nerfs paracardiaques internes. La majorité des fibres du nerf paracardiaque externe va dans le nerf latéral (n. $l._1$), si bien que le rameau

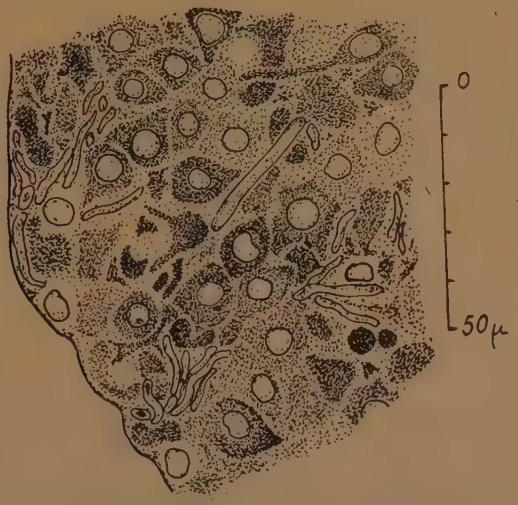


Fig. 112. — *Palpares libelluloïdes*; coupe du corps paracardiaque : Champy-imprégnation osmique. Nombreuses cellules chromophiles avec leurs prolongements. Quelques fibres nerveuses. Quelques cellules chromophobes.

proprement paracardiaque est encore plus réduit que chez la larve. En avant de l'insertion des nerfs allates se détache un autre nerf latéral (n. $l._2$), grêle, qui se dirige en bas et en avant. La figure 101, qui représente une coupe horizontale chez *Palpares* montre en plus les *anastomoses paracardio-sympathiques*, venant du ganglion hypocérébral, dont les fibres sont groupées en un ou deux troncs nerveux trapus.

Les adultes de *Creagris* et de *Formicaleo* présentent la même disposition générale que ceux de *Palpares*. Cependant le rameau paracardiaque externe y est moins atrophié. Chez *Chrysopa*, la fusion des deux corps paracardiaques est encore plus complète (fig. 111) et le nerf paracardiaque externe est presque aussi gros que l'interne ; son nerf latéral est réduit.

La structure des corps paracardiaques est facile à étudier chez *Palpares* où ces formations sont épaisses et bien développées. L'imprégnation osmique montre de nombreuses cellules chromophiles, disposées sans ordre et

tassées les unes contre les autres. Leurs prolongements sont bien visibles (fig. 112). Les fibres nerveuses éparses sont assez nombreuses. Les cellules chromophobes sont peu abondantes.

En résumé :

— sympathique identique à celui de *Sialis* comportant un caractère primitif, le *nervus connectivus*, et un caractère évolué, la dualité des nerfs œsophagiens,

— corps paracardiaques presque totalement fusionnés, sauf chez les larves où la fusion n'est que partielle,

— deux paires de nerfs paracardiaques, l'externe étant parfois atrophiée,

— deux corps allates latéraux avec nerfs allates très courts.

4. Trichoptères.

Les glandes rétrocérébrales des Trichoptères n'ont fait, à ma connaissance, l'objet d'aucun travail (1). Elles ne sont pas mentionnées dans les mémoires généraux de Nabert (1913) ni de Hanström (1942). Je les ai étudiées chez

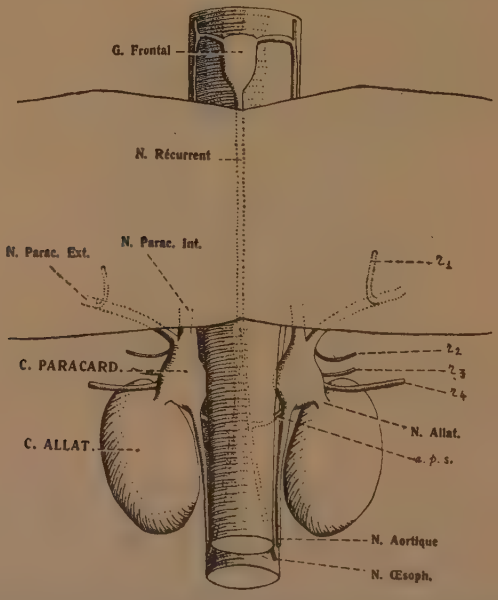


Fig. 113. — *Phryganea varia* ; schéma général, vue dorsale, reconstitué d'après des coupes sériées. Absence de ganglion hypocérébral ; latéralisation des corps paracardiaques. *a. p. s.* : anastomose paracardio-sympathique ; r_1, r_2, r_3 et r_4 : collatérales externes (voir texte).

Phryganea varia F. (adultes) et *Limnophilus* sp. (adultes et larves).

Deux caractères distinguent les Trichoptères des groupes précédents : la disparition du ganglion hypocérébral et la latéralisation des corps paracardiaques.

(1) Tout récemment (1948), elles ont été décrites par Ehnbom.

Le sympathique est en effet constitué par un ganglion frontal volumineux, auquel fait suite un nerf récurrent dont le calibre diminue rapidement et qui se divise en deux nerfs œsophagiens sans présenter de renflement ganglionnaire, ni de cellules nerveuses à son intérieur.

Les corps paracardiaques sont latéralisés, c'est-à-dire situés de part et d'autre de l'aorte, sans relations avec sa paroi. Ils sont placés assez près du

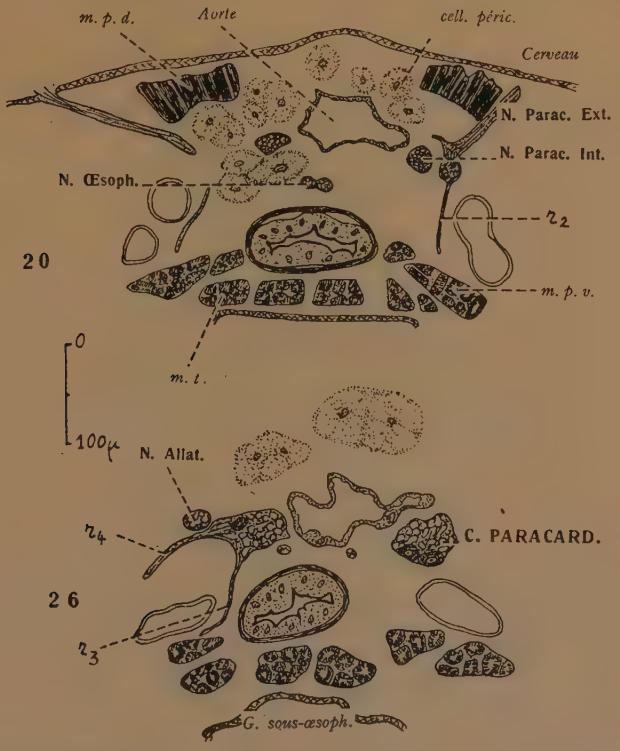


Fig. 114. — *Phryganea varia* ; coupes transversales sériées ; trichrome de Masson. Coupe 20 : au niveau des nerfs paracardiaques. Coupe 26 au niveau des corps paracardiaques. *cell. péric.* : cellules péricardiales ; *m. p. d.*, *m. p. v.* et *m. t.* : muscles pharyngiens dorsaux et ventraux et muscles tentoriaux.

cerveau. Ce sont deux formations polyédriques de taille moyenne (fig. 113) où arrivent et d'où partent plusieurs nerfs. Il existe en effet deux paires de nerfs paracardiaques qui convergent au pôle antérieur des corps paracardiaques. Les nerfs internes sont courts et trapus, à direction antéro-postérieure. Les nerfs externes sortent du cerveau beaucoup plus latéralement, se dirigent vers l'intérieur et se fusionnent avec les nerfs internes à leur point de pénétration dans les corps paracardiaques. Les nerfs externes donnent un rameau latéral (r_1) qui se dirige en avant.

De chaque corps paracardiaque partent 6 nerfs : 4 externes et 2 internes.

Les deux premiers, externes (r_2 et r_3) vont aux muscles du tentorium ou du pharynx. Le troisième (r_4) se dirige en avant et en dehors, s'insinue entre les muscles masticateurs et s'anastomose enfin avec un nerf volumineux venant du ganglion sous-œsophagien sur le trajet duquel est placé un ganglion (nerf mandibulaire ?). Le quatrième nerf externe est très gros et très court, c'est le nerf allate.

Le premier nerf interne est grêle et va se jeter dans le nerf œsophagien,

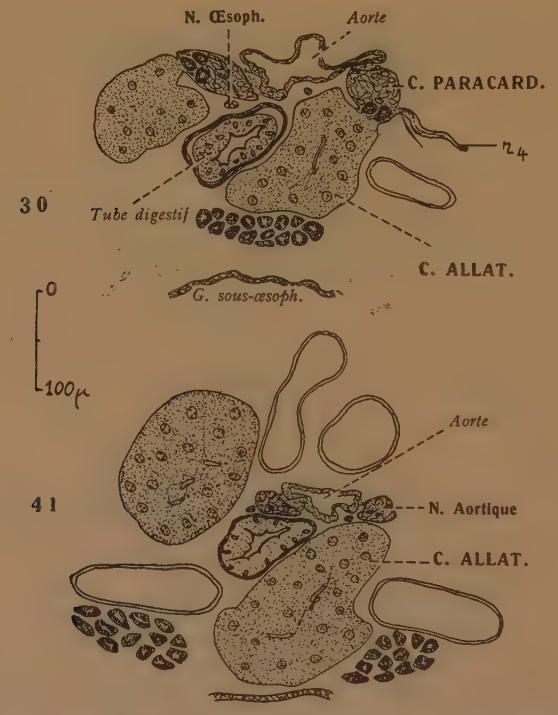


Fig. 115. — *Phryganea varia* ; coupes transversales sériées (*suite*). Coupe 30 passant par les corps paracardiaques et allates. Coupe 41 passant en pleins corps allates.

c'est l'anastomose paracardio-sympathique (a. p. s.). Le second est surtout postérieur, il est bien développé et se dirige en arrière parallèlement à l'aorte. On peut le suivre jusque dans le thorax, c'est le nerf aortique, qui est beaucoup plus gros chez les larves (fig. 116).

Les corps allates sont très volumineux (150 μ chez *Phryganea grandis*) et ovoïdes, parfois plus ou moins lobés. Ils sont situés plus bas que les corps paracardiaques et descendent au-dessous de l'œsophage (fig. 115). Ils sont souvent disposés asymétriquement, l'un étant plus haut que l'autre.

La structure des corps paracardiaques et allates est aussi très particulière et annonce ce que l'on observe chez les Lépidoptères. Les cellules chromophiles des corps paracardiaques sont peu nombreuses mais volumineuses

(fig. 116) ; par contre les cellules chromophobes sont nombreuses et de petites dimensions. Les fibres nerveuses sont très abondantes, probablement en raison de l'importance des nerfs aortiques.

Les corps allates sont constitués par de grandes cellules relativement peu nombreuses. Chez les adultes les noyaux sont de volume moyen. Chez les larves au contraire (fig. 116) ils sont de taille relativement plus grande, caractérisés surtout par une chromatine disposée régulièrement en grains

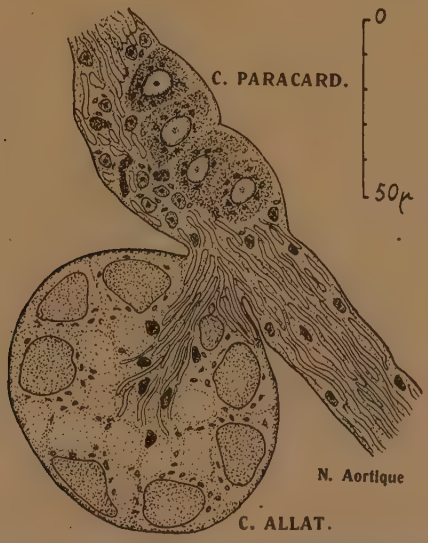


Fig. 116. — *Limnophilus* sp. (larve) ; coupe parasagittale ; Champy-imprégnation osmique. Structure des corps paracardiaques et allates. Remarquer les dictyosomes de ces différents éléments. Le nerf aortique est plus développé que chez les adultes.

fins. Par un hile pénètrent les fibres du nerf allate qui entraînent avec elles de nombreux noyaux gliaux. Ceux-ci s'observent même en plein centre du corps allate.

En résumé :

— sympathique avec deux nerfs œsophagiens mais sans ganglion hypocérébral,

— deux paires bien individualisées de nerfs paracardiaques,

— corps paracardiaques latéralisés sans relations avec la paroi aortique, avec des cellules chromophiles très volumineuses,

— corps allates pairs très volumineux avec nerfs allates courts,

— nerfs aortiques très développés.

5. Lépidoptères.

D'assez nombreux travaux ont été réalisés dans ce groupe. Le premier fut celui de Nabert (1913) qui observa et décrivit les corps allates de *Zygœna filipendulæ*, de *Pieris brassicæ* et de *Vanessa Antiopa*. Ito (1918),

chez *Bombyx*, en précise la nature glandulaire. Swaine (1920) puis Kuwana (1935) décrivirent la topographie du système sympathique des Lépidoptères. Yokoyama (1936) s'occupa aussi de ces glandes chez *Bombyx*. Schrader (1938) décrivit le sympathique et les *corpora allata* d'*Ephestia Kühniella* et signala, chez quelques rares individus de cette espèce, la fusion des deux corps allates en une masse impaire. Ce dernier auteur, puis Plagge (1938),

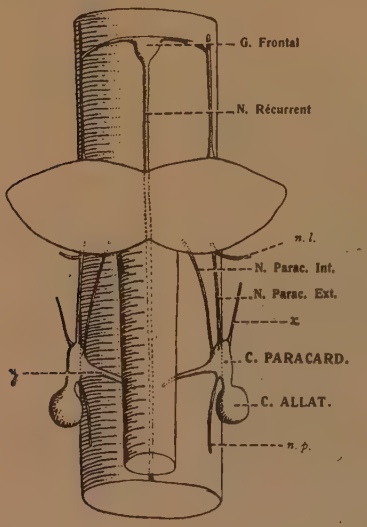


Fig. 117. — *Aporia crataegi*, chenille; schéma général vue supérieure. Remarquer le sympathique très simple, les glandes endocrines latérales. *n. l.* : nerf latéral venant du nerf paracardiaque externe; *n. p.* : nerf postérieur (équivalent d'un nerf aortique?); *x.* : collatérale externe ventrale; *y.* : collatérale interne (anastomose paracardio-sympathique?).

Piepho (1939-1942) et Mokia (1941) étudièrent la physiologie de ces organes. Les derniers travaux morphologiques sont ceux de Hanström (1942) et de son élève Ehnbom (1948).

Mes observations ont porté sur les espèces suivantes :

Pieridæ : *Pieris brassicæ* L. (chenilles, nymphes, adultes).
Aporia crataegi L. (chenilles).
Bombycidæ : *Bombyx mori* L. (chenilles, adultes).
Sphingidæ : *Macroglossa stellatarum* L. (adultes).
Hyloïcus ligustri L. (nymphes, adultes).
Deilephila euphorbiæ L. (chenilles).
Zygænidæ : *Zygæna* sp. (adultes).
Pyralidæ : *Ephestia Kühniella* Zell. (chenilles, adultes).

Le système sympathique est encore plus simplifié que chez les Trichoptères : pas de ganglion hypocérébral, un seul nerf œsophagien très réduit continuant le nerf récurrent (fig. 117, 118, 119).

La disposition des corps paracardiaques et allates rappelle celle des Trichoptères. Ils sont du type latéralisé. Le corps allate est toujours très près du corps paracardiaque correspondant. L'ensemble est situé assez loin de l'aorte chez les chenilles, à son contact au contraire chez les adultes. Les corps allates sont à peu près de la même dimension que les paracardiaques chez les chenilles, plus gros chez les adultes.

Chaque corps paracardiaque reçoit deux nerfs paracardiaques, l'un interne, l'autre externe. Ce dernier émet, juste après sa sortie du cerveau,

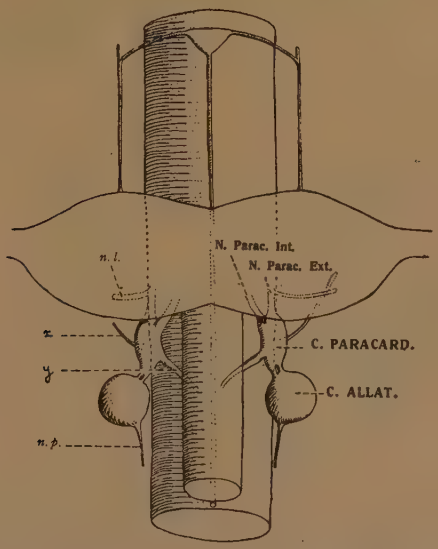


Fig. 118. — *Hyloicus ligustri*, nymphe; schéma général, vue supérieure. Les glandes sont plus proches du cerveau. On retrouve le nerf latéral (*n. l.*), le nerf postérieur (*n. p.*), les nerfs *x* et *y*.

un nerf latéral (n. l.). Du corps paracardiaque part un nerf (*x*) qui se dirige en bas et en avant; je n'ai pu le suivre jusqu'au bout mais il est

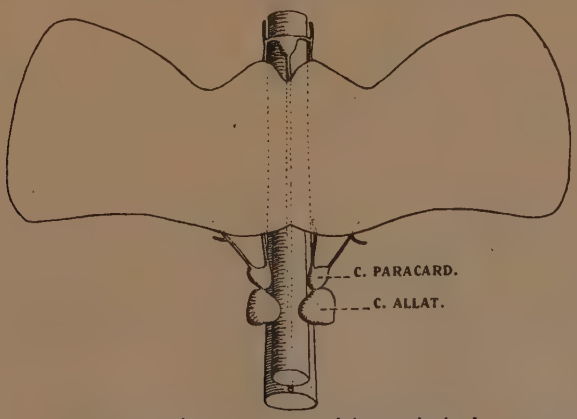


Fig. 119. — *Pieris brassicæ*, adulte; schéma général, vue supérieure.

possible qu'il soit homologue du r_4 des Trichoptères. Le nerf allate est très court et épais, parfois dédoublé comme chez *Hyloïcus*. De l'extrémité

Fig. 120. — *Pieris brassicæ*, adulte ; coupe horizontale, hématéine-éosine. Les corps allates sont au contact de l'aorte. *Tr.* : trachée.

Fig. 121. — *Hyloïcus ligustri*, nymphe ; corps paracardiaque. Champy-hématoxyline. Remarquer les belles cellules chromophiles et la richesse en fibres nerveuses. On voit en outre divers macrophages dont la présence est due à l'état de nymphose.

postérieure du corps paracardiaque chez les *Pieridæ*, du corps allate chez les *Sphingidæ*, part un nerf postérieur (n. p.) qui se dirige en arrière parallèlement à l'aorte. S'agit-il de l'équivalent du nerf aortique? Une autre collatérale du corps paracardiaque (*y*) s'en détache sur sa face interne et se termine assez brusquement sous l'aorte. Je n'ai pu préciser s'il s'agissait d'une anastomose paracardio-sympathique très développée en raison de la déficience du sympathique impair, ou bien d'une anasto-

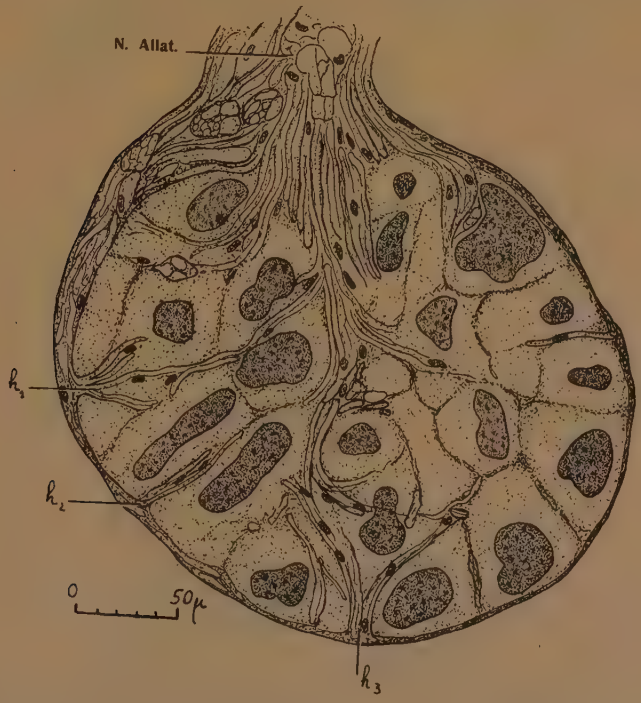


Fig. 122. — *Hyloïcus ligustri*, nymphe ; corps allate. Champy-hématoxyline. Remarquer les énormes noyaux lobés, à structure chromatinienne très régulière, et les fibres nerveuses intra- et péri-allates. Les secondes pénètrent dans le corps allate par des hiles secondaires (h_1, h_2, h_3).

mose interparacardiaque, ou encore d'un nerf aortique. Très développé chez les larves et les nymphes, ce nerf ne paraît pas exister chez les adultes.

En somme la topographie générale des formations rétrocérébrales chez les Lépidoptères rappelle beaucoup celle des Trichoptères. Il en est de même pour leur structure interne.

Les corps paracardiaques en effet présentent les mêmes caractères (fig. 121) : nombreuses fibres nerveuses dirigées dans tous les sens et entremêlées, nombreuses cellules chromophobes à petits noyaux (6 à 7 μ), et cellules chromophiles énormes et peu nombreuses. Ces dernières sont surtout remarquables par leur grande taille (30 à 40 μ), leur cytoplasme abondant, franchement hématoxylinophile ou osmiophile et la netteté de leurs prolongements.

Les corps allates (fig. 122) eux aussi sont remarquables (¹) : ils sont constués, comme chez les larves de Phryganes, par de très grandes cellules claires contenant de volumineux noyaux (40 à 50 μ). Ceux-ci sont souvent lobés. Leur chromatine est disposée en petits grains réguliers répartis

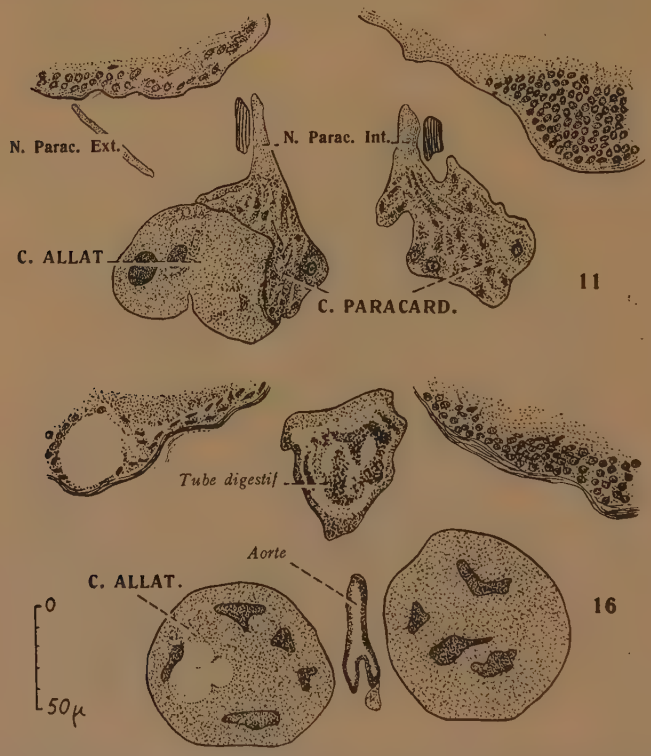


Fig. 123. — *Ephestia kühniella*, adulte ; coupes horizontales, trichrome de Masson. La coupe 11 est au niveau des corps paracardiaques et de leurs nerfs ; la coupe 16 au niveau des corps allates.

uniformément sur lesquels se détachent quelques mottes aussi régulières et à répartition aussi uniforme. Il existe dans le corps allate de nombreuses fibres nerveuses entraînant avec elles des noyaux gliaux. La majorité d'entre elles provient directement du nerf allate : elles pénètrent par le point où celui-ci se termine dans le corps allate. Certaines fibres cependant, venant du même nerf, se répandent à la surface du corps allate et y pénètrent par de multiples petits hiles secondaires (fig. 122, h_1, h_2 et h_3). Chez *Ephestia Kühniella*, chaque corps allate est situé immédiatement au contact du corps paracardiaque correspondant (fig. 123).

(¹) Chez certaines *Noctuinæ*, Ehnbom (1948) a trouvé des corps allates dont les cellules sont séparées les unes des autres et possèdent chacune leur nerf particulier.

En résumé :

— sympathique très réduit, sans ganglion hypocérébral et sans nerfs œsophagiens,

— deux paires bien distinctes de nerfs paracardiaques,

— corps paracardiaques et allates du type latéralisé, présentant les mêmes caractères que ceux des Trichoptères.

CHAPITRE IX

MÉCOPTÉROÏDES

(Mécoptères, Aphaniptères, Diptères, Hyménoptères).

Dans ce chapitre sont réunis les Oligonéoptères dont les nerfs paracardiaques sont fusionnés dans leur trajet extra-cérébral (caractère évolué). Ils paraissent tous provenir d'un même phylum, centré par les Mécoptères, d'où le nom de Mécoptéroïdes qu'ils peuvent avoir, bien que cet ensemble ne corresponde pas exactement aux Mécoptéroïdes des auteurs. En effet, ces derniers comprennent en plus les Trichoptères et Lépidoptères, et les Aphaniptères et Hyménoptères n'en font pas partie. L'étude des glandes rétrocérébrales justifie un tel groupement.

1. Mécoptères.

Mise à part une courte description de Potter (1938), les glandes rétrocérébrales des Panorpes ont été surtout étudiées par Heddergott (1938) chez l'adulte, par Bierbrodt (1942) chez la larve. Les « ganglions pharyngiens » (corps paracardiaques) sont en partie fusionnés, entre eux et avec le ganglion hypocérébral ; ils sont innervés par une paire de nerfs. Les corps allates sont latéraux, plus haut situés chez la larve que chez l'adulte, reliés aux précédents par une paire de nerfs. Hanström (1942) trouve une seconde paire de nerfs paracardiaques. Il constate en outre l'existence dans les *corpora cardiaca* de deux types cellulaires : gros éléments ganglionnaires et petites cellules sécrétrices.

J'ai repris cette étude chez des adultes de *Panorpa communis* L. Le sympathique est du même type que celui des Mégaloptères et des Planipennes. Une différence cependant : le ganglion hypocérébral est très allongé, fusiforme et son extrémité postérieure se confond avec les corps paracardiaques si bien que les deux nerfs œsophagiens prennent naissance à l'extrémité postérieure des corps paracardiaques et paraissent en provenir (fig. 124).

Les corps paracardiaques sont situés assez en arrière du cerveau, dans la région ventrale de l'aorte. Ils sont fusionnés par leurs faces internes. Leurs extrémités sont libres ; les postérieures se terminent en pointes mousses qui se poursuivent par les nerfs œsophagiens, les antérieures se

prolongent en avant assez loin dans la paroi aortique. Par leur face inférieure et en arrière, les corps paracardiaques sont fusionnés avec le ganglion hypocérébral, puis avec les nerfs œsophagiens. Les corps allates sont placés latéralement, de part et d'autre de l'œsophage, un peu au-dessous de lui. Chacun est relié à la partie médiane du corps paracardiaque correspondant par un nerf allate de longueur moyenne.

Les nerfs paracardiaques sont assez complexes. On observe très nettement les nerfs internes, volumineux, à peu près rectilignes, qui suivent

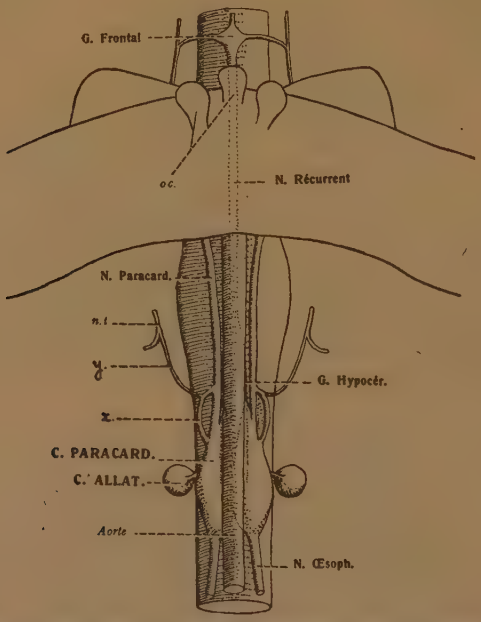


Fig. 124. — *Panorpa communis* ; schéma général, vue supérieure. Le ganglion hypocérébral très allongé se fusionne en arrière avec les corps paracardiaques d'où semblent partir les nerfs œsophagiens. *oc.* : ocelles ; *n. t.* : nerf d'origine tritocérébrale donnant un rameau externe et un rameau interne (*y*) qui va s'anastomoser avec le nerf paracardiaque. *x.* : anse du nerf paracardiaque, peut-être constituée par les fibres du nerf paracardiaque externe qui sont confondues dans leur trajet antérieur avec celles du nerf paracardiaque interne.

l'aorte de chaque côté. Ils se jettent dans l'extrémité antérieure des corps paracardiaques sur leur face externe. Un peu avant sa terminaison, chacun donne naissance à un rameau externe (*x*, fig. 124) qui décrit une boucle autour des petits muscles pharyngiens de la région puis rejoint à son tour le corps paracardiaque un peu après le nerf paracardiaque lui-même. Le trajet intracérébral du nerf paracardiaque interne est tout à fait dans la norme ; il provient de cellules situées de part et d'autre, et un peu en arrière, du nerf ocellaire médian, donc situées dans le triangle limité par les trois nerfs ocellaires (fig. 125). Ces cellules offrent des particularités : certaines ont un cytoplasme prenant fortement le ponceau comme les cellules para-

cardiaques, d'autres contiennent des granulations gris vert ; peut-être s'agit-il là de phénomènes sécréteurs comme il le sera discuté au chapitre XI.

Quant aux nerfs paracardiaques externes, il m'a été impossible de les voir nettement, sur coupes sériées aussi bien que sur dissection, malgré l'affirmation de Hanström (1942) « ... Ich nicht nur einen, sondern zwei

Fig. 125. — *Panorpa* ; coupe passant par les points d'insertion sur le cerveau des nerfs ocellaires ; trichrome de Masson. *cell. n. p. i.* : cellules d'origine des nerfs paracardiaques internes ; *ch.* : chiasma de ces nerfs ; *n. o. m.* et *n. o. l.* : nerfs ocellaires médian et latéraux ; *o. l.* : ocelle latéral.

Cardiacalnerven gefunden habe... ». Tout ce que j'ai pu voir c'est un nerf long et grêle (n. t.) qui se détache de la partie tout à fait inférieure du tritocérébrum, donc au-dessous du niveau œsophagien, qui remonte en se dirigeant un peu arrière, et donne deux rameaux d'égale importance : le rameau externe va innerver certains muscles masticateurs, le rameau interne (*y*, fig. 124) va se jeter dans la boucle formée par la branche externe du nerf paracardiaque interne (voir la figure 124). Ce nerf d'origine tritocérébrale très basse est-il le nerf paracardiaque externe ? Je ne le crois pas pour deux raisons : 1° le nerf paracardiaque interne possède lui-même deux racines intracérébrales dont l'externe peut correspondre au nerf

externe ; 2° le rameau *y* de la figure 104 paraît être simplement une anastomose entre le nerf paracardiaque et un nerf tritocérébral. Peut-être le nerf *x* est-il le reste du nerf paracardiaque externe ?

Comme dans les autres groupes, les corps paracardiaques contiennent de nombreuses fibres nerveuses, venant en grande partie des nerfs paracardiaques ; certaines vont former les nerfs allates. Il faut y ajouter toutes

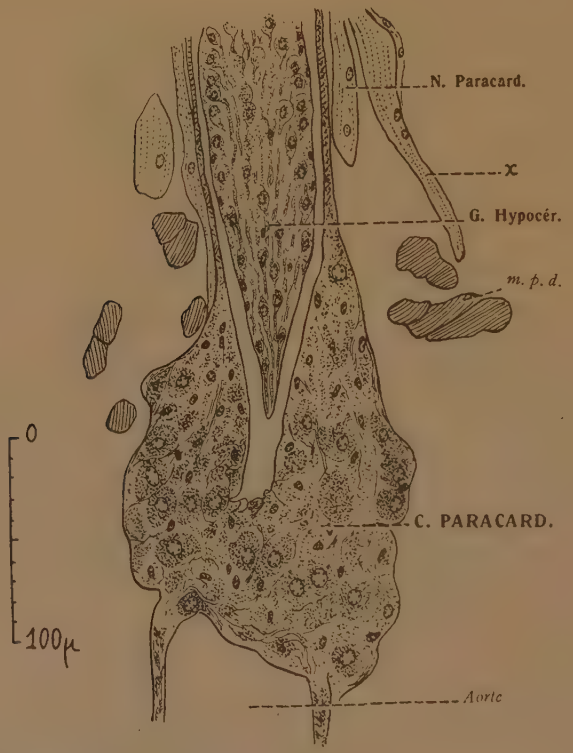


Fig. 126. — *Panorpa* ; coupe horizontale des corps paracardiaques, au-dessus du point de fusion avec le ganglion hypocérébral ; trichrome de Masson. *m. p. d.* : muscles pharyngiens ; *x.* : anse du nerf paracardiaque.

les fibres sympathiques venant du ganglion hypocérébral, qui constituent au delà des corps paracardiaques les nerfs œsophagiens.

Mais le principal constituant des nerfs paracardiaques est la cellule chromophile (fig. 126), volumineux élément atteignant 15 à 20 μ de diamètre. Je n'ai pu utiliser chez les Panorpes les fixateurs osmiés qui mettent si bien en évidence ces éléments. Cependant, dans ce groupe, le trichrome de Masson après les fixateurs picriqués usuels, les montre remarquablement. Leur cytoplasme en effet se colore intensément par le ponceau, ainsi que leurs prolongements qui sont bien visibles, avec la même structure granuleuse que montre l'osmium dans les autres groupes. Ces cellules

Fig. 127. — *Panorpa* ; coupe transversale des corps paracardiaques avant leur fusion avec le ganglion hypocérébral ; trichrome de Masson. Remarquer les grandes cellules chromophiles dont le cytoplasme prend fortement le ponceau.

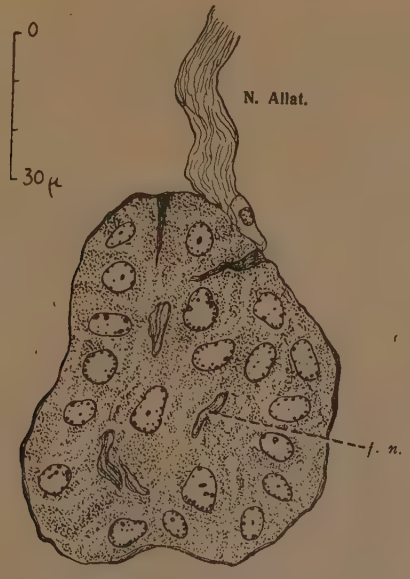


Fig. 128. — *Panorpa* ; détail d'un corps allate ; trichrome de Masson. *f. n.* : fibres nerveuses éparses entre les cellules allates.

chromophiles sont réparties irrégulièrement, parfois réunies en grappes par des travées conjonctives. Leurs prolongements, coupés dans tous les sens, sont abondants. Ce sont incontestablement ces éléments, pris par Hanström pour des cellules ganglionnaires, qui sont sécréteurs.

Entre eux, on observe de nombreuses petites cellules, déjà remarquées par Hanström qui en faisait des cellules sécrétrices, dont le cytoplasme est invisible. Ce sont les éléments chromophobes déjà décrits dans les autres groupes, de nature probablement gliale.

Les corps allates, de taille moyenne (70 μ) sont formés par de grandes cellules polyédriques, à cytoplasme foncé (fig. 128). Leur noyau est grand (10 μ), vacuolaire et contient plusieurs grosses mottes de chromatine. Entre elles on voit çà et là quelques fibres nerveuses provenant du nerf allate.

En résumé :

— sympathique identique à celui des Mégaloptères et des Planipennes, mais avec ganglion hypocérébral allongé et fusionné en partie avec les corps paracardiaques,

— corps paracardiaques en partie fusionnés par leur face interne et situés dans la paroi ventrale de l'aorte,

— une paire bien développée de nerfs paracardiaques internes ; les nerfs externes sont absents ou douteux (nerfs très grêles d'origine tritocérébrale ?),

— deux corps allates latéraux et ventraux, avec nerfs allates nets.

2. Aphaniptères.

La position systématique des Aphaniptères demeure encore très discutée. Les uns les rattachent aux Coléoptères, d'autres aux Mécoptères, d'autres enfin aux Diptères. L'étude de leurs glandes rétrocérébrales nous permet de les placer incontestablement dans le « Panorpoïd complex » de Tillyard, à côté des Diptères inférieurs *(Tipulidæ)*. C'est pour cette raison qu'ils sont traités à cette place.

Le seul travail entrepris dans ce groupe est celui de Sharif (1937) sur la larve de *Nosopsyllus fasciatus*. Il décrit un sympathique impair du type classique : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral, deux nerfs œsophagiens et deux ganglions ventriculaires. Les corps paracardiaques et allates sont pairs et se trouvent dans le thorax, en situation dorsale par rapport à l'aorte. Les nerfs allates sont longs. Il existerait une anastomose allato-sympathique.

J'ai repris cette étude chez *Pulex irritans* L. et *Ctenocephalides canis* Curtis, toutes deux à l'état adulte. Les observations sont particulièrement difficiles, les plus difficiles même parmi tous les Insectes, en raison des dimensions restreintes de ces organes et surtout de leur condensation. Mes constatations sont les mêmes chez ces deux genres de Puces.

La description peut en être suivie sur les figures 129 et 130, représentant des coupes sagittales et des coupes transversales.

Le complexe rétrocérébral est situé aux confins de la tête et du prothorax,

immédiatement au-dessus du ganglion prothoracique et des connectifs qui l'unissent au ganglion sous-œsophagien. Il existe même une disposition notable : le névrilemme de ces formations est particulièrement développé : il entoure le tentorium et vient se rattacher non seulement à l'œsophage, mais aussi aux parois latérales de l'aorte et à l'extrémité antérieure des corps paracardiaques (fig. 130, coupe 11 et 13). J'ai pu m'assurer sur des coupes sériées qu'aucune fibre nerveuse ne mettait en relations le complexe rétrocérébral et le ganglion prothoracique.

Le sympathique est du type décrit par Sharif et ne présente aucune par-

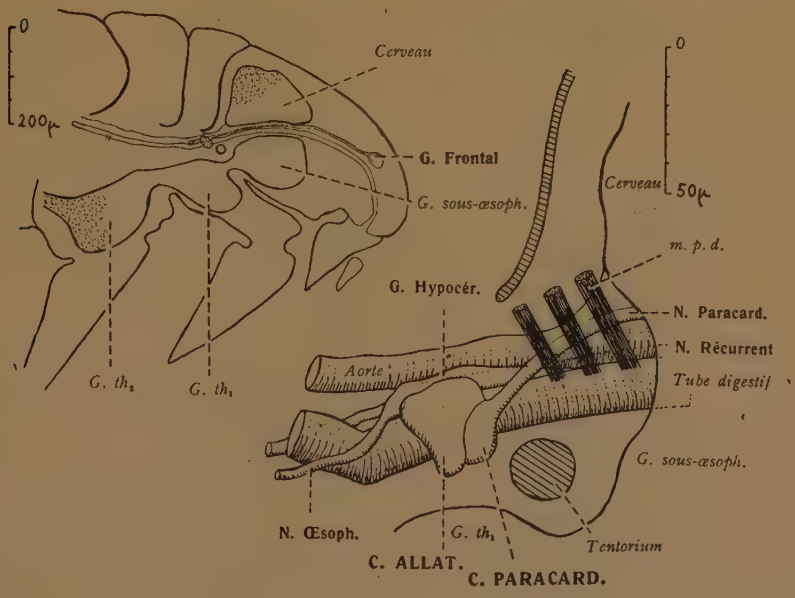


Fig. 129. — *Pulex irritans*. En haut et à gauche : coupe sagittale schématisée montrant la situation des glandes rétrocérébrales au carrefour de la tête et du prothorax. *G. th*$_1$ et *G. th*$_2$: premier et second ganglions thoraciques. En bas et à droite : schéma général des glandes, vue latérale, reconstitué d'après des coupes sériées. *m. p. d.* : muscles pharyngiens.

ticularité notable. Le ganglion hypocérébral est particulièrement bien développé.

De la face postérieure du cerveau partent deux volumineux nerfs paracardiaques qui s'incluent dans les parties ventro-latérales de l'aorte (coupe 11, fig. 130). Il ne m'a pas été possible de trouver les nerfs paracardiaques externes. Ils sont probablement fusionnés avec les internes, comme chez les Panorpes. Après un certain trajet, les nerfs paracardiaques se dirigent ventralement (coupe 13, fig. 130) dans la partie du névrilemme qui se met en rapports avec l'aorte dans cette région. Ils aboutissent alors à des corps paracardiaques très réduits (coupe 14) dans lesquels il est diffi-

cile de mettre en évidence de grosses cellules sécrétrices, et qui sont situés de part et d'autre de la face ventrale de l'œsophage. Accolés à leur face supéro-postérieure, se trouvent deux volumineux corps allates formés d'un petit nombre de grandes cellules (coupes 14 et 15); ils sont ainsi situés à la hauteur du ganglion hypocérébral mais sans rapports avec lui.

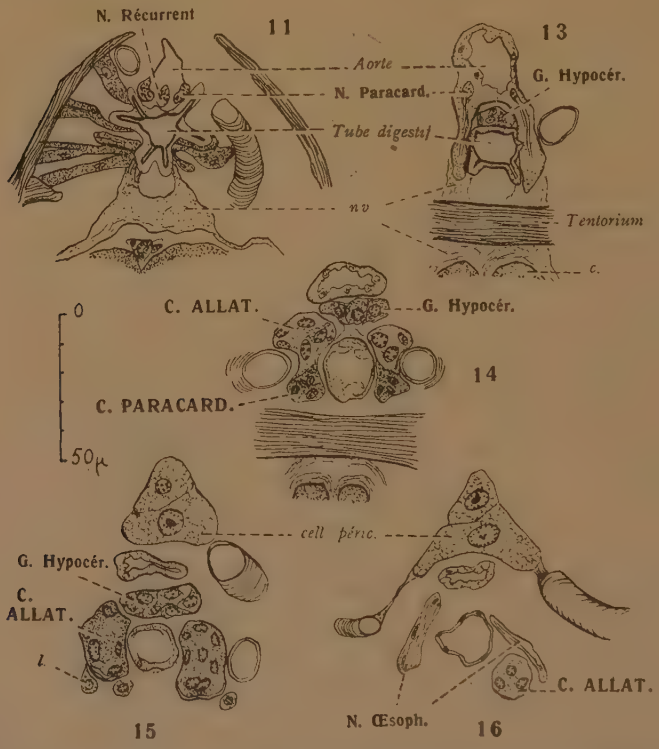


Fig. 130. — *Ctenocephalides canis*; coupes transversales sériées; trichrome de Masson. Remarquer : 1° le trajet descendant des nerfs paracardiaques sur la coupe 13 et la situation ventrale des corps paracardiaques sur la coupe 14; 2° le névrilemme (*nv.*) du système nerveux central qui rejoint l'œsophage et l'aorte (coupes 11 et 13); 3° les rapports trachéens des cellules péricardiales (*cell. péric.*) sur les coupes 15 et 16; 4° les corps allates bien développés par rapport aux paracardiaques (coupes 14, 15 et 16); *c.* : connectifs entre le ganglion sous-œsophagien et le ganglion prothoracique; *l.* : leucocytes.

Les glandes rétrocérébrales sont donc du type latéralisé, comme celles des Trichoptères et des Lépidoptères, comme aussi celles des Tipules, ainsi que nous le verrons dans le chapitre suivant. Il est à remarquer que, à l'inverse de ce qui existe chez la larve (voir le travail de Sharif), les corps allates sont accolés aux paracardiaques, sans que l'on voie des nerfs allates autonomes.

3. Diptères.

I. — *Nématocères : type I (Tipulidæ).*

En raison de leur caractère très particulier, les *Tipulidæ* doivent être traités à part des autres Nématocères. Nabert (1913) donne une bonne description de leurs glandes rétrocérébrales. Il observe de volumineux corps allates situés dans le thorax, au contact du tube digestif. Immédiatement en avant d'eux, toujours dans le thorax, se trouvent des « ganglions pharyngiens » (corps paracardiaques) reliés au cerveau par les « nerfs pharyngiens ».

Le système céphalique des larves de *Tipulidæ* fut étudié par Sellke en 1936. Le stomatogastrique comprend un ganglion frontal, un nerf récurrent, un ganglion hypocérébral, deux nerfs œsophagiens aboutissant à deux ganglions ventriculaires. Assez loin en arrière du cerveau se trouvent deux « ganglions postérieurs » (corps paracardiaques) et, appendus à leurs extrémités postérieures, deux *corpora allata*. Les ganglions postérieurs reçoivent chacun deux nerfs : l'un naît du ganglion hypocérébral, l'autre du cerveau.

Les constatations de Burtt (1938) sont à peu près superposables à celles de Sellke mais il figure les glandes beaucoup plus près du cerveau.

Mes observations ont porté sur *Tipula maxima* Poda, *Tipula oleracea* L. et *Tipula* sp., toutes à l'état imaginal.

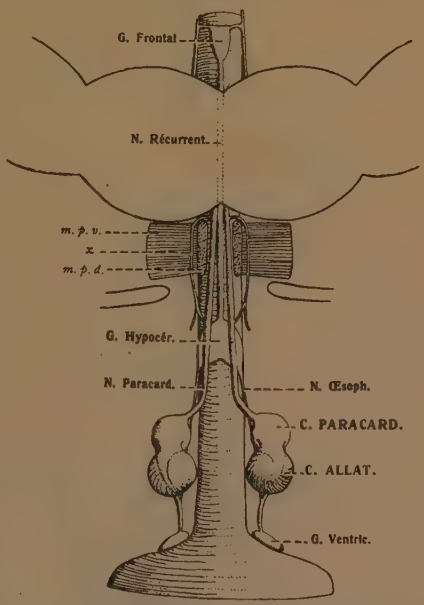


Fig. 131. — *Tipula*; schéma général, vue supérieure. Le vaisseau dorsal n'est pas figuré. Remarquer la situation particulière des glandes. *m. p. d.* et *m. p. v.* : muscles pharyngiens dorsaux et ventraux ; *x* : nerf en anse dépendant du nerf paracardiaque (résidu du nerf paracardiaque externe ?).

Le système stomatogastrique (fig. 131) est constitué, ainsi que l'a décrit Sellke, par un ganglion frontal, un nerf récurrent, un ganglion hypocérébral, deux nerfs œsophagiens et deux ganglions ventriculaires. Quelques particularités sont cependant à noter. Le ganglion hypocérébral est très aplati dorso-ventralement, réduit à une couche de cellules ganglionnaires (fig. 132, coupes 18, 22 et 25). Les nerfs œsophagiens sont réduits et, avant de se jeter dans les ganglions ventriculaires, s'anastomosent avec deux nerfs (a. p. s.) venant des corps paracardiaques. Enfin les ganglions ventriculaires sont situés à la limite de l'œsophage et du jabot, dans le prothorax, très près du ganglion hypocérébral.

Les glandes rétrocérébrales sont du type latéralisé distal. Les corps paracardiaques ne sont plus compris dans la paroi aortique bien qu'étant à son contact, ainsi que les corps allates. Chaque corps paracardiaque a une forme générale de virgule, à tête globuleuse supérieure, à queue dirigée vers le bas et en arrière, formant un véritable appendice qui se termine par un

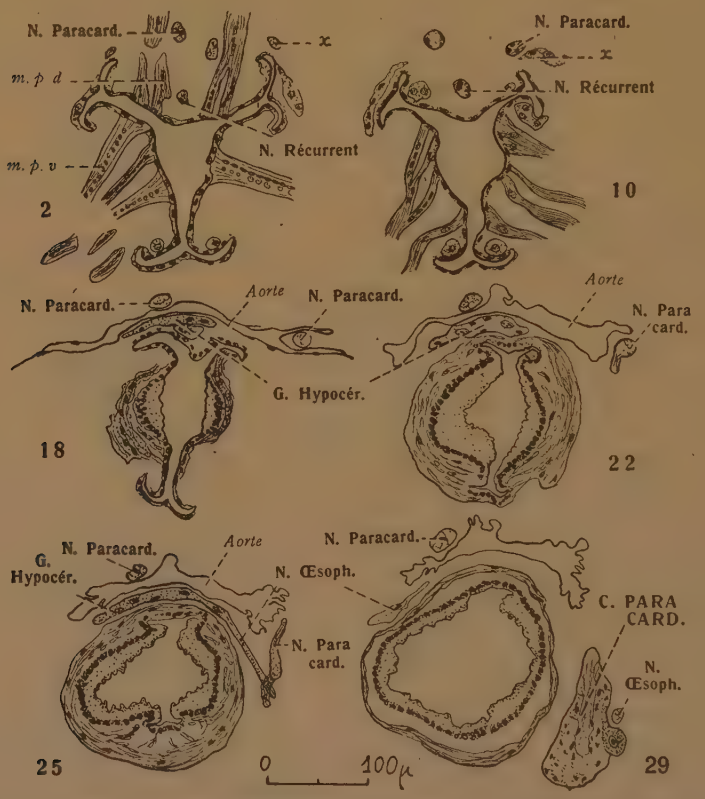


Fig. 132. — *Tipula* ; coupes transversales sériées ; hématéine-éosine. Remarquer l'aplatissement du ganglion hypocérébral, et l'entrecroisement du nerf paracardiaque et du nerf œsophagien bien visible sur la coupe 25. Mêmes lettres que la figure 131.

nerf allant dans le ganglion ventriculaire (anastomose paracardio-sympathique). Immédiatement en arrière, parfois contigu, parfois relié par un court pédicule, se trouve le corps allate globuleux.

Les corps paracardiaques ont une structure semblable, sinon identique, à celle que l'on observe chez les Trichoptères et les Lépidoptères. Au sein d'un tissu riche en cellules gliales et en fibres nerveuses, se trouvent quelques énormes cellules chromophiles à prolongements nets, qui prennent une belle teinte vive avec le ponceau (fig. 134). L'appendice du corps para-

cardiaque ne contient pas de cellule chromophile, mais seulement des cellules gliales, des fibres nerveuses et des prolongements chromophiles. Quant aux corps allates, ils sont formés par un grand nombre de cellules de taille moyenne à noyaux réguliers, dont certaines contiennent quelques inclusions ponceauphiles.

Chaque corps paracardiaque est innervé par un volumineux nerf paracardiaque (fig. 131) qui se détache de la partie postéro-médiane du cerveau

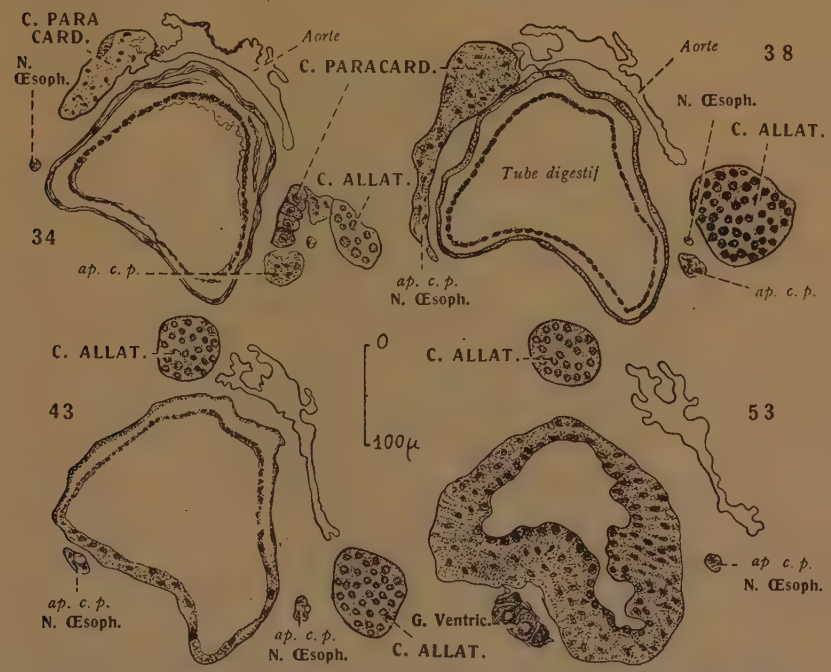


Fig. 133. — *Tipula* ; coupes transversales sériées (suite de la fig. 123) ; hématéine-éosine. *ap. c. p.* : appendice du corps paracardiaque.

et traverse au-dessus du tube digestif la partie postérieure de la tête. Quand l'aorte prend naissance dans l'anneau chitinisé qui sépare la tête du prothorax, les deux nerfs paracardiaques s'incluent dans ses parois latérales. Ils ne s'en dégagent (fig. 132) qu'immédiatement avant de se jeter dans les corps paracardiaques.

Chacun de ces nerfs prend naissance dans le cerveau à partir de deux racines, l'une volumineuse est interne, l'autre plus grêle est externe. Elles se réunissent juste avant l'émergence du nerf. Le trajet intracérébral de la racine interne est facile à suivre et correspond exactement à celui que l'on observe dans les autres groupes : origine dans la *pars intercerebralis*, entrecroisement avec son homologue à la face antérieure du cerveau, puis trajet sur la face inférieure de celui-ci.

Les cellules mères de ces deux racines internes sont remarquables (fig. 135), tant par leur nombre que par leurs caractères. Elles occupent en effet presque toute la moitié postérieure de la *pars intercerebralis* et s'étendent largement sur les côtés. Ce sont de grandes cellules (20 à 30 μ), du type plasmatique (cytoplasme abondant, noyau pâle) se prolongeant chacune par un axone net, donc incontestablement du type ganglionnaire. Mais ce sont également des cellules sécrétrices : tout leur cytoplasme est

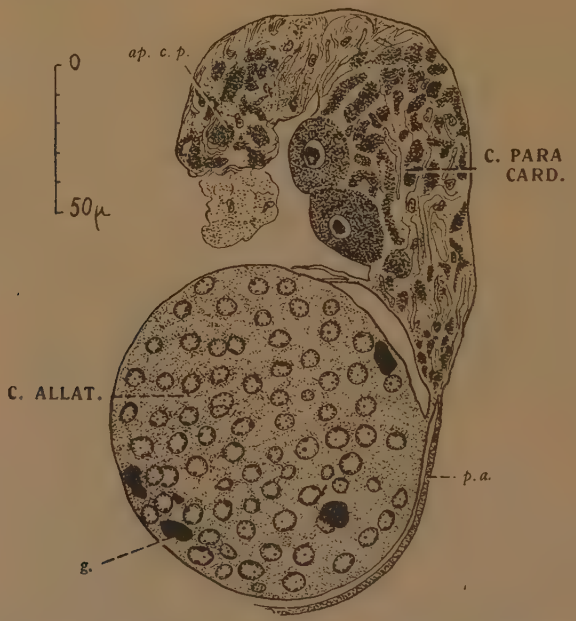


Fig. 134. — *Tipula* ; coupe longitudinale ; trichrome de Masson ; détails des glandes rétrocérébrales. Remarquer les grandes cellules des corps paracardiaques, qui rappellent celles des Lépidoptères. *ap. c. p.* : appendice du corps paracardiaque ; *g.* : gouttes de sécrétion chromophile dans le corps allate ; *p. a.* : paroi aortique au contact du corps allate.

bourré de la même substance chromophile que les cellules paracardiaques. Les réactions colorées de cette substance sont très nettes : osmiophilie intense, forte hématoxylinophilie après fixation osmiée, coloration vive par le ponceau, structure granuleuse. Cette propriété est d'ailleurs variable, la quantité de substance chromophile paraissant différer selon les individus. Chez ceux qui n'en possèdent que peu, ces grandes cellules sont vacuolaires. Dans le trajet intracérébral du nerf paracardiaque interne, on observe également çà et là des boules de la même substance chromophile.

Une autre particularité est à signaler chez les Tipules. Immédiatement en arrière du cerveau se détache du bord externe du nerf paracardiaque un petit filet nerveux qui se dirige vers l'extérieur, décrit une courbe presque

tangente au cerveau, entre celui-ci et les muscles pharyngiens dorsaux (fig. 131, *x*), puis revient en arrière parallèlement au nerf paracardiaque mais de l'autre côté par rapport aux muscles pharyngiens. Arrivé dans le prothorax, il se divise ensuite en deux branches : l'une rejoint le nerf paracardiaque, l'autre s'enfonce dans l'espace latéro-pharyngien en s'anastomosant probablement avec les rameaux issus du ganglion hypocérébral. Chez certains individus et indépendamment des différences d'espèces, la courbe antérieure de ce nerf s'accole au névrilemme cérébral et paraît même recevoir quelques fibres du cerveau. Peut-être ce nerf représente-t-il

Fig. 135. — *Tipula* ; coupe parasagittale du cerveau ; trichrome de Masson. Remarquer les cellules originelles du nerf paracardiaque interne (*cell. n. p. i.*) : de grande taille et fortement chromophiles elles se distinguent nettement des autres cellules nerveuses, en particulier des cellules des *Corpora pedonculata* (*c. pedonc.*) ou « Globulizellen ». La partie antérieure du cerveau est à gauche ; on y voit la courbe décrite par le nerf paracardiaque interne.

un vestige de nerf paracardiaque externe, la majorité des fibres qui constituent ce dernier allant rejoindre le nerf interne avant sa sortie du cerveau. Cette disposition est analogue à celle que l'on observe chez les Panorpes.

En résumé, les Tipules nous présentent un complexe rétrocérébral particulièrement intéressant de plusieurs points de vue, correspondant à un type très primitif parmi les Diptères :

— ganglion hypocérébral aplati avec nerfs œsophagiens très réduits et ganglions ventriculaires en situation très proximale,

— corps paracardiaques éloignés du cerveau, rapprochés des corps allates, et constitués par quelques grandes cellules chromophiles (type Trichoptères-Lépidoptères),

— cellules mères des nerfs paracardiaques en pleine activité sécrétrice.

II. — *Nématogères : type II.*

(*Psychodidæ*, *Culicidæ*, *Chironomidæ*, etc...).

Déjà Dogiel, en 1877, signalait chez *Corethra* un « anneau de soutien » identique à celui que Weissmann venait de décrire chez les Cyclorraphes (voir plus loin). Miall et Hammond (1900) reconnurent ensuite des « paired ganglia » chez la larve de *Chironomus*. Holmgren (1904) donna une description plus détaillée du stomatogastrique de cette même larve : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion œsophagien (= hypocérébral), deux gros nerfs ventriculaires aboutissant à deux ganglions ventriculaires. Il observe et décrit des *corpora allata*, déjà identifiés à cette époque par Heymons chez les Phasmes ; ce sont deux corps ellipsoïdes situés de part et d'autre du tube digestif et constitués par des cellules plus ou moins remplies de gouttes de sécrétion ; leur fonction est énigmatique, mais Holmgren parle déjà de « sezernierende resp. exkretorische Tätigkeit ».

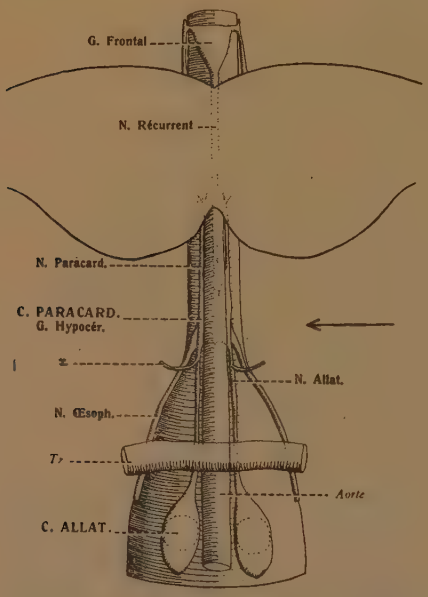


Fig. 136. — *Culex*, nymphe ; schéma général, vue supérieure. La flèche de droite indique la séparation de la tête et du prothorax. L'amas de cellules péricardiales entourant le tissu trachéen *Tr.* n'est pas représenté. *x* : rameau se détachant de la face supérieure du nerf allate.

Imms (1908) décrit lui aussi un « anneau de soutien » chez *Anopheles*. De même Frew (1923) observe chez des larves de *Forcipomyia* un « Weismann's ring » situé autour de l'aorte, et dont la partie ventrale est reliée au cerveau par deux nerfs. Les constatations de Madwar (1937) chez les *Mycetophilidæ* sont à peu près identiques.

Chez la larve de *Chironomus*, Burtt (1938) décrit des « ganglions œsophagiens » situés entre le tube digestif et l'aorte, nettement postérieurs à ce qu'il prend pour des corps allates. Hanström, dans son travail de 1942, ne mentionne aucune recherche personnelle chez les Nématocères. Zee et Pai (1944) donnent à nouveau une description assez floue des glandes du *Chironomus*, interprétant comme corps paracardiaques les corps allates de Burtt. Enfin, aussi chez la larve de *Chironomus*, le travail de Possompès (1946) précise certains points et redresse les erreurs de Burtt et de Zee et Pai : les « ganglions œsophagiens » de Burtt sont en réalité des corps allates alors que les corps

allates de Burtt sont décrits par Possompès sous le nom de « glandes post-cérébrales antérieures ». Ce dernier auteur par contre ne trouve pas de corps paracardiaques, mais il décrit des « glandes péritrachéennes » formées probablement de cellules péricardiales.

Mes recherches ont porté sur *Psychoda phalenoïdes* L. (larves, nymphes et adultes) et *Phlebotomus papatasi* Scp. (adultes) représentants de la famille des *Psychodidæ*, et sur *Culex pipiens* L. (larves, nymphes et adultes) représentant les *Culicidæ*. Je n'ai pas étudié *Chironomus* mais il paraît, d'après les descriptions des auteurs antérieurs, très voisin de *Culex*.

Prenons pour type de description la nymphe de *Culex pipiens* (fig. 136). Le ganglion frontal est bien développé, suivi d'un nerf récurrent classique ; en arrière du cerveau se trouve le ganglion hypocérébral auquel font suite deux nerfs œsophagiens qui se terminent assez loin en arrière par deux ganglions ventriculaires. Le système stomatogastrique ne présente donc aucune particularité notable.

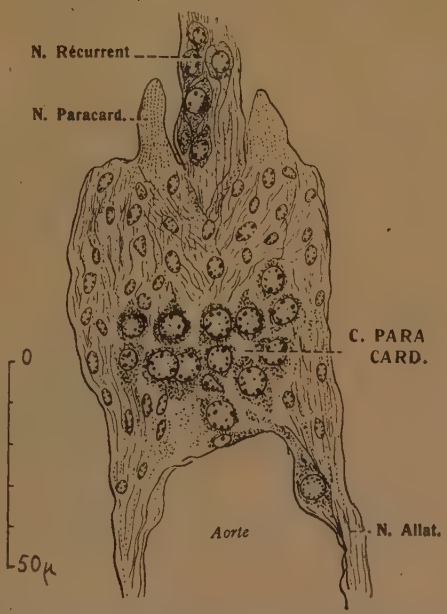


Fig. 137. — *Culex*, nymphe ; coupe horizontale des corps paracardiaques fusionnés en une seule masse, et fusionnés également avec le ganglion hypocérébral. Ce dernier est situé au-dessous ; on commence à voir ses cellules dans le nerf récurrent. Trichrome de Masson.

De la partie postérieure du cerveau, longeant l'aorte, partent deux nerfs paracardiaques possédant chacun deux racines. Les deux nerfs paracardiaques internes et externes sont donc fusionnés à partir de leur émergence. Les nerfs aboutissent à un corps paracardiaque unique, situé dans la paroi ventrale de l'aorte et fusionné avec le ganglion hypocérébral. Il y a donc là une première particularité qui rappelle nettement ce que l'on observe chez les Panorpes. Le corps paracardiaque (fig. 137) est constitué par des cellules de taille moyenne, qui ressembleraient à s'y méprendre aux cellules ganglionnaires du ganglion hypocérébral, si n'étaient les gouttes de sécrétion chromophiles qu'elles contiennent.

De chaque angle postérieur du corps paracardiaque part un long nerf allate qui, après avoir donné chacun une petite collatérale externe à direction supérieure (x), suit la direction de l'aorte pour aboutir dans le prothorax à un corps allate pair. Avant d'arriver aux corps allates, les nerfs allates et l'aorte sont surcroisés par un gros tronc trachéen à direction transversale. De nombreuses cellules péricardiales sont amassées à ce croi-

sement : elles entourent la trachée, la fin des nerfs allates et surtout les corps allates eux-mêmes. Si bien que les formations ovoïdes que l'on prendrait sur une dissection pour les corps allates sont constituées à moitié par des cellules péricardiales, reconnaissables à leur grande taille et à leur gros noyau, et à moitié par les corps allates eux-mêmes, formations globuleuses à petites cellules (fig. 138).

Les variations au cours de la vie du moustique sont plus apparentes que réelles. La nymphe constitue le type complet. Chez la larve le corps paracardiaque est très réduit, les nerfs paracardiaques s'accolant au ganglion

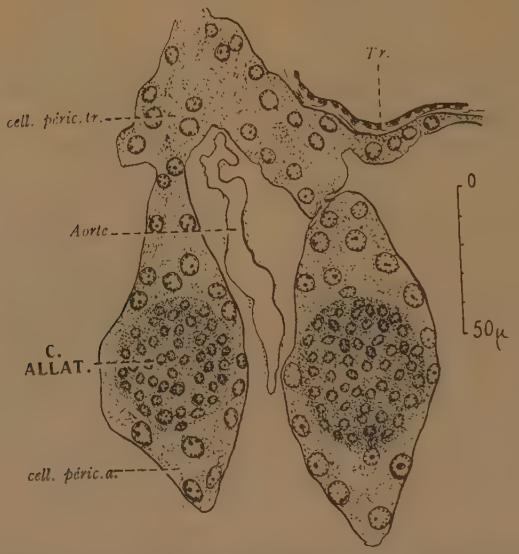


Fig. 138. — *Culex*, nymphe ; coupe horizontale passant par les corps allates ; trichrome de Masson. *c. péric. a.* : cellules péricardiales entourant les corps allates ; *c. péric. tr.* : cellules péricardiales péritrachéennes ; *Tr.* : paroi d'un gros tronc trachéen.

hypocérébral et s'entourant alors de quelques cellules dont on ne saurait affirmer la nature paracardiaque. Chez l'adulte ce sont les cellules péricardiales qui disparaissent aussi bien autour des corps allates que de la trachée, si bien que, à la dissection, il semble que le volume des corps allates a diminué.

Ce second type des glandes rétrocérébrales des Nématocères, caractérisé par le *Culex*, est donc bien différent du type *Tipula*, à la fois par la localisation des corps paracardiaques et par leur structure. Par contre la position du corps paracardiaque unique, celle des corps allates encore pairs mais déjà situés au niveau de l'aorte, à l'extrémité de longs nerfs allates, font déjà prévoir l'anneau des Cyclorraphes.

Chez *Psychoda* (fig. 139) et *Phlebotomus*, autant que j'ai pu m'en rendre compte à cause de leur petite taille, les glandes rétrocérébrales sont du

même type, bien que plus tassées dans le sens antéro-postérieur. Les cellules péricardiales n'entourent pas les corps allates mais sont situées au devant d'eux où elles constituent un important amas.

Restent à interpréter les constatations faites chez *Chironomus* par différents auteurs, et principalement Possompès. Les « ganglions œsophagiens » de Burtt et les corps allates décrits par Possompès correspondent bien aux

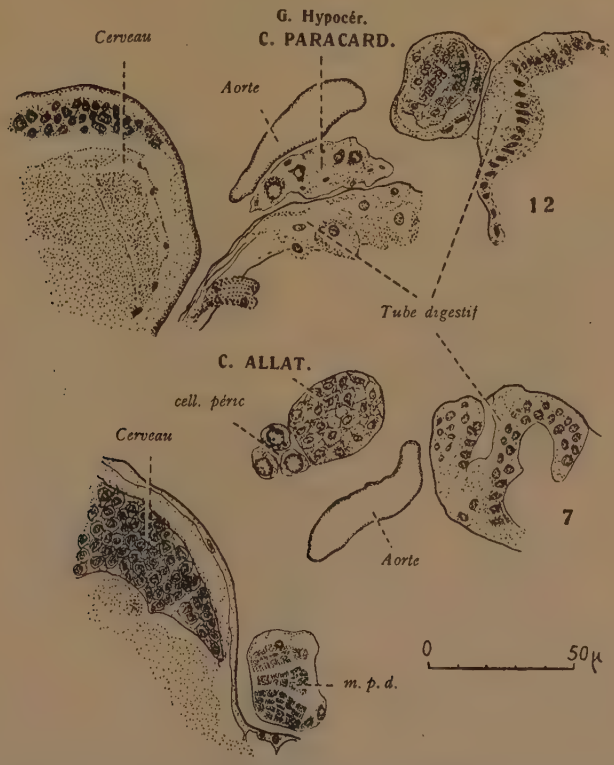


Fig. 139. — *Psychoda*, nymphe; coupes parasagittales sériées; hématéine-éosine. La coupe 7, nettement latérale, passe par le corps allate. La coupe 12, plus médiane, passe par l'œsophage et le ganglion hypocérébral. *cell. péric.* : cellules péricardiales.

corps allates de *Culex*, bien qu'ils ne possèdent pas l'enveloppe de cellules péricardiales. Le corps paracardiaque paraît être le même dans les deux cas : fusionné avec le ganglion hypocérébral et très réduit chez les larves. Les « glandes péritrachéennes » de Possompès existent aussi chez *Culex* : ce ne sont que des amas de cellules péricardiales qui annoncent la « Ringdrüse » des Cyclorraphes mais qui n'ont rien d'un organe bien défini. Reste la « glande post-cérébrale antérieure » de Possompès : elle ne peut être homologuée ni à un corps allate, ni à un corps paracardiaque, ni à un

ganglion nerveux. J'en ferais plutôt une cellule péricardiale à fonction néphrocytaire, chargée de produits de déchets.

En résumé, les glandes rétrocérébrales de la plupart des Nématocères sont du type *Culex*, bien différentes de celles des Tipules, et se rapprochent davantage de celles des autres Diptères. Elles sont caractérisées par :

— un corps paracardiaque impair fusionné avec le ganglion hypocérébral, très réduit chez les larves,

— deux corps allates situés de part et d'autre de l'aorte mais sans contact avec elle, innervés par deux longs nerfs allates,

— chez les larves et les nymphes, les relations intimes de ces glandes avec les cellules péricardiales.

III. — *Brachycères orthorraphes.*

Aucun travail, semble-t-il, n'a encore été réalisé dans ce groupe. J'ai étudié les espèces suivantes :

Tabanidæ : Hæmatopota sp.
Tabanus bovinus Liv.
Asilidæ : Selidopogon sp.
Asilus crabroniformis L.
Machimus sp.

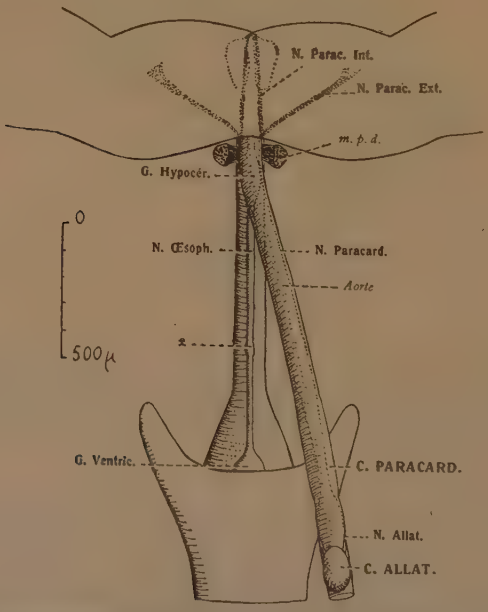


Fig. 140. — *Tabanus bovinus*; schéma général, vue supérieure. Le vaisseau dorsal est décollé du tube digestif, les multiples anastomoses entre le stomatogastrique et les nerfs paracardiaques sont donc rompues. *m. p. d.* : muscles pharyngiens; *x.* : amas de cellules ganglionnaires (petit ganglion supplémentaire?) sur le trajet du nerf œsophagien.

Tous les exemplaires utilisés étant à l'état imaginal, je n'ai pu voir s'il existait chez les larves de Brachycères Orthorraphes un anneau de Weissmann identique à celui des Cyclorraphes, ou tout au moins un amas de cellules péricardiales comme chez les Nématocères. Chez l'adulte, comme il est de règle, il n'en reste pas trace.

La description qui suit se rapporte à *Tabanus bovinus* dont j'ai pu me procurer un grand nombre d'exemplaires. Les organes endocrino-sympa-

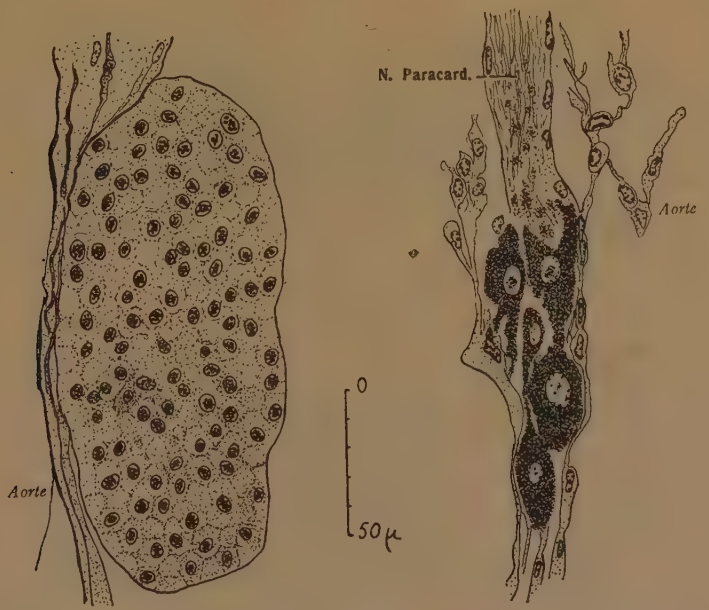


Fig. 141. — *Tabanus bovinus*; détails du corps allate (à gauche) et d'un corps paracardiaque (à droite); trichrome de Masson.

thiques sont d'ailleurs identiques dans les autres genres mentionnés plus haut.

Le sympathique est très particulier et annonce ce qui sera décrit chez les Cyclorraphes. Au ganglion frontal fait suite un nerf récurrent, puis un ganglion hypocérébral situé immédiatement en arrière du cerveau. De l'extrémité postérieure de ce ganglion part un seul nerf qui longe la paroi supérieure de l'œsophage jusqu'à l'estomac où il se renfle en un ganglion. Si on compare ces formations avec celles des Tipules, où les ganglions ventriculaires étaient situés très près de la tête, on les homologue facilement : il y a eu fusion des organes pairs, nerfs œsophagiens et ganglions ventriculaires. D'autre part, sur le trajet du nerf œsophagien se trouve un petit ganglion supplémentaire (x, fig. 140) qui ne paraît pas avoir d'homologue dans les autres groupes.

Les glandes endocrines ont un emplacement très postérieur, dans le pro-

thorax, au-dessus de l'estomac. Le corps allate est impair, situé au-dessus de l'aorte, et se voit d'emblée sur les dissections; il est cependant de taille petite, même chez les grandes espèces (175 μ sur 70 μ pour *Tabanus*; 140 μ sur 80 μ pour *Asilus crabroniformis*). Il est au contact de la paroi supérieure de l'aorte et est constitué par un grand nombre de petites cellules (fig. 141) contenant de nombreuses mitochondries.

Entourant l'aorte et se dirigeant en bas et en avant sont les deux nerfs

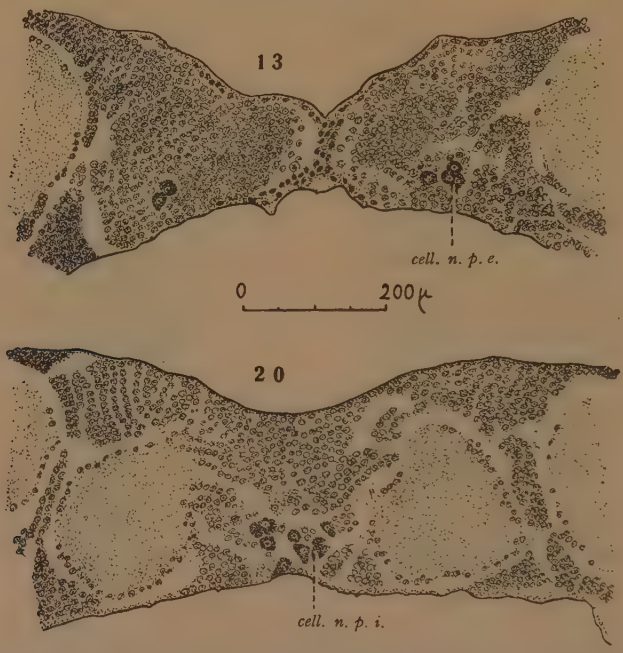


Fig. 142. — *Tabanus bovinus* ; coupes horizontales sériées du cerveau ; trichrome de Masson. La coupe 13 montre les cellules originelles des nerfs paracardiaques externes (*cell. n. p. e.*), la coupe 20 montre les cellules originelles des nerfs paracardiaques internes (*cell. n. p. i.*).

allates qui relient le corps allate aux corps paracardiaques. Ceux-ci sont également de taille réduite, très minces et allongés. Ils sont situés dans la paroi ventrale de l'aorte, bien séparés l'un de l'autre. Ils sont formés par une dizaine de grandes cellules chromophiles, tassées les unes contre les autres, à prolongements pseudopodiques assez nets (fig. 141). Elles mesurent 30 à 40 μ. Colorées au trichrome de Masson, elles prennent fortement le ponceau et présentent alors une belle teinte orange vif.

Les corps paracardiaques, en raison de leur minceur, apparaissent comme de simples renflements des nerfs paracardiaques. Ceux-ci sont également très longs et sont situés dans la paroi ventrale de l'aorte, de part et d'autre du nerf œsophagien, avec lequel ils échangent de nombreuses anastomoses

qui maintiennent l'aorte au-dessus de l'œsophage jusqu'au niveau des corps paracardiaques ; elle est libre au delà. Sur la figure 140, l'aorte est écartée de sa position normale, les anastomoses étant rompues.

Il n'existe qu'une paire de nerfs paracardiaques, mais chacun est en réalité double puisqu'il est formé par deux racines intra-cérébrales correspondant aux nerfs internes et externes primitifs. Il est assez facile de suivre les trajets de ces racines. Les internes ont leur disposition habituelle, s'entrecroisant à la partie antérieure du cerveau et provenant de la *pars intercerebralis*. Les racines externes sont très divergentes et proviennent des parties latérales du protocérébrum.

Les cellules qui sont à l'origine de ces nerfs sont particulièrement reconnaissables : elles ont en effet les mêmes propriétés chromophiles que les cellules paracardiaques et, au trichrome de Masson, leur teinte orangée tranche nettement sur la coloration violacée des autres cellules nerveuses. Sur des coupes horizontales sériées (fig. 142), elles apparaissent nettement, réparties en quatre groupes : deux groupes latéraux formés chacun par 3 à 4 cellules et constituant les origines des nerfs paracardiaques externes, deux groupes médians plus importants, origines des nerfs internes.

Les organes sympathico-endocrines céphaliques des Brachycères Orthorraphes présentent donc les caractères suivants :

— nerfs œsophagiens fusionnés sur la ligne médiane en un nerf unique ; fusion identique des deux ganglions ventriculaires en une masse impaire,

— nerfs paracardiaques fusionnés en une seule paire situés dans le plancher de l'aorte,

— deux corps paracardiaques minces et longs, situés également dans le plancher de l'aorte,

— un seul corps allate sous-aortique relié aux corps paracardiaques par deux nerfs allates entourant l'aorte (disposition du type annulaire).

IV. — *Cyclorraphes.*

L'histoire des glandes endocrines des Cyclorraphes remonte loin. Contrairement à ce qui se passe pour les autres groupes où ces glandes furent d'abord confondues avec les éléments sympathiques, celles des Cyclorraphes furent d'emblée reconnues comme éléments spéciaux, de nature glandulaire probable. Aussi bien leur histoire est très particulière et je ne l'ai pas mentionnée pour cela dans le chapitre d'historique général.

On en était encore aux descriptions premières des sympathiques impair et pair chez les autres Insectes (Brandt, 1831 ; Blanchard, 1846), quand Weissmann, en 1864, décrivit une formation annulaire entourant l'extrémité antérieure de l'aorte, chez des larves de *Musca vomitoria* et de *Sarcophaga carnaria*. La représentation qu'il en donne indique d'ailleurs une structure homogène si bien que son attention a été attirée seulement par de grosses cellules correspondant, comme nous le verrons plus loin, à des cellules péricardiales. Quelques années plus tard, Kunckel d'Herculaïs (1875-1878) et Batelli (1879) observent également cette formation l'un chez les Volu-

celles, l'autre chez les Eristales, puis Lowne (1892) chez *Calliphora* et Pantel (1898) chez les Tachinaires.

A la suite de ces premiers travaux, l' « anneau de Weissmann » ou « glande annulaire » (Weissmann's ring, ring gland, Ringdrüse) est interprété comme une formation soit sympathique soit glandulaire. Hewitt (1914) le retrouve également chez *Musca domestica* et Thompson (1921) chez les *Sarcophagidæ*.

La période anatomique s'arrête là et la glande annulaire tombe dans l'oubli jusqu'aux travaux contemporains. En 1935, se basant sur des expériences de ligature, Frænkel pense que l'hormone réglant la pupaison de *Calliphora* est sécrétée par un organe voisin du cerveau. Bodenstein (1938) arrive à la même conclusion. Mais il faut en venir à toute une série de travaux modernes pour avoir quelques précisions histologiques et physiologiques sur l'anneau de Weissmann. Ce sont principalement les travaux de Hadorn, de Burtt, de Vogt et de Thomsen.

Hadorn (1937) étudiait des mutants léthaux de *Drosophila melanogaster* (mutation « lethal-giant » caractérisée par l'arrêt du développement au début de la pupaison). Des implantations de glandes annulaires provenant de l'espèce normale provoquèrent chez les larves léthales la formation du puparium. A cette occasion, Hadorn donne une description rapide de la glande annulaire de *Drosophila*. Ultérieurement, Hadorn et Neel (1938) montrent par des expériences d'implantation que la pupaison des larves normales de *Drosophila* est également influencée par la glande annulaire. La même année, B. Scharrer et Hadorn étudient l'histologie de cette glande et reconnaissent qu'elle est constituée par deux types de cellules, grandes et petites. Les grandes seraient homologues du *corpus allatum*, les petites du *corpus cardiacum*. Les travaux ultérieurs ont montré que cette interprétation est inexacte, mais c'est néanmoins à Scharrer et Hadorn que revient le mérite d'une première étude histologique de la glande annulaire.

Burtt, en 1938, étudia l'anneau de Weissmann chez la larve de *Calliphoria vomitoria* et le figura assez complètement ainsi que ses rapports trachéens et sympathiques. Il reconnaît dans le plancher de l'aorte une structure ganglionnaire (déjà entrevue par Lowne et nommée ganglion médian) qui sera identifiée plus tard comme corps paracardiaque. Burtt admet que le corps allate est représenté par la totalité de l'anneau de Weissmann. La destruction ou l'ablation de cet anneau empêche la pupaison et arrête le développement de la larve.

M. Vogt, de 1940 à 1944, étudia très complètement l'histologie et la physiologie de la glande annulaire de *Drosophila* (et aussi de *Calliphora*). Elle reconnut que la glande annulaire est en réalité formée de trois portions : le corps allate à situation dorsale constituée par de petites cellules, les *corpora cardiaca* à situation ventrale (ganglion médian de Lowne et de Burtt) constitués par de grosses cellules ganglionnaires fuchsinophiles, enfin, entourant et formant la plus grande partie de l'anneau, des grandes cellules qui se rapprocheraient peut-être des cellules péricardiales. Ces trois composants existent chez les larves de *Drosophila* et de *Calliphora*.

Les recherches physiologiques de M. Vogt, extrêmement détaillées, sont

difficiles à résumer. Elles aboutissent à mettre nettement en évidence, par des procédés divers, une action stimulant la métamorphose.

Pendant les mêmes années (1940-1942), E. THOMSEN s'attacha à préciser l'histologie et la physiologie du corps allate chez *Musca* et surtout *Calliphora* à l'état adulte. Elle reconnut la fusion des *corpora cardiaca* et du ganglion hypocérébral et décrivit, au-dessus de l'aorte, le corps allate rattaché aux précédents par les nerfs allates formant un anneau péri-aortique. Mais, chez l'adulte il n'y a plus les cellules péricardiales qui constituaient la plus grande partie de la glande annulaire larvaire. Par des expériences précises elle reconnut au corps allate une action favorisant la maturation des œufs, action analogue à celle de l'hypophyse chez les Vertébrés.

*
* *

Mes observations ont porté sur divers Cyclorraphes : *Eristalis tenax* L. (larves, pupes et adultes), *Drosophila melanogaster* Mg., *Musca domestica* L., *Calliphora erythrocephala* Mg., et *Ocyptera brassicaria* F. La plus grande partie de ces constatations concerne *Eristalis tenax* dont j'ai pu faire une étude détaillée en collaboration avec Y. GUERRIER. Les descriptions qui suivent se rapportent donc principalement à l'Eristale, les autres genres n'en diffèrent d'ailleurs que peu, principalement par la structure du corps allate, ce qui sera mentionné à la fin de cette étude.

Commençons par la larve d'*Eristalis tenax*. Sur une dissection sommaire (fig. 143) l'anneau de Weissmann est nettement visible (*w*), situé immédiatement en arrière du cerveau, au contact des ébauches des lobes optiques (e. l. o.). On le repère facilement grâce à deux troncs trachéens qui convergent vers lui, d'avant en arrière. La partie dorsale de l'anneau, inclinée en avant, contient le corps allate globuleux, assez bien reconnaissable sur le frais. Les détails doivent être étudiés sur des coupes sériées. La figure 144 est une reconstitution obtenue à partir de ces coupes.

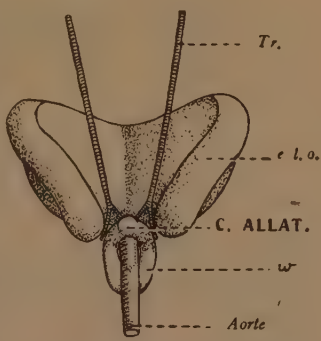


Fig. 143. — *Eristalis tenax*, larve ; schéma général d'après une dissection, vue supérieure. L'œsophage, le système stomatogastrique et la partie antérieure de l'aorte ne sont pas figurés. *e. l. o.* : ébauches des lobes optiques ; *Tr.* : trachée ; *w.* : anneau de Weismann.

Le système sympathique est relativement simple, constitué par un ganglion frontal relié au cerveau par les connectifs frontaux (ou nerfs cérébro-frontaux, n. c. f.), un nerf récurrent qui suit l'œsophage jusqu'à l'estomac, au début duquel se trouve un ganglion très net. De celui-ci partent dans la paroi gastrique plusieurs nerfs dont deux latéraux plus importants.

Au premier abord l'assimilation paraît facile avec le stomatogastrique

d'autres Insectes, le ganglion qui fait suite au nerf récurrent paraissant être le ganglion hypocérébral. C'est ainsi que Hanström (cité par E. Thomsen, 1942) l'a interprété. On peut cependant se demander pourquoi ce ganglion est situé sur l'estomac et pourquoi les nerfs œsophagiens qui devraient lui faire suite ne sont pas bien individualisés. La comparaison avec les Tipules et les Brachycères Orthorraphes donne la réponse. Dans ces deux groupes les ganglions situés au début de l'estomac sont les ganglions ventriculaires, doubles chez les Tipules (mais rappelons-le déjà en rapport avec les corps paracardiaques), fusionnés en une seule masse chez les *Tabanidæ*. Les Cyclorraphes ne diffèrent alors des *Tabanidæ* que par la disparition du ganglion hypocérébral. J'interprèterai donc le ganglion situé au début de l'estomac des Cyclorraphes comme un ganglion ventriculaire.

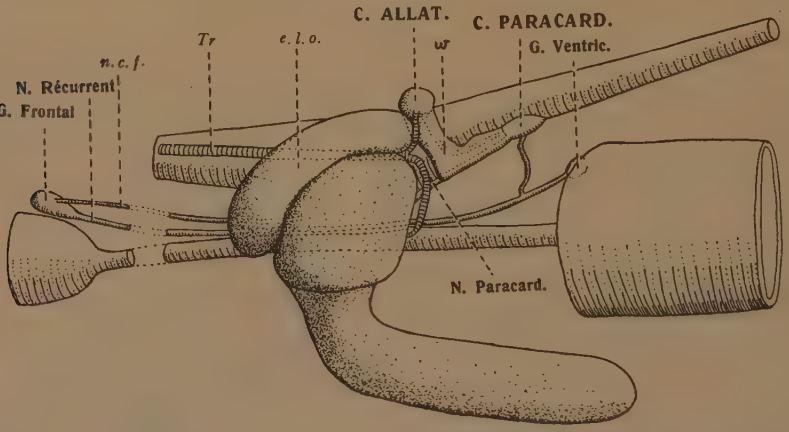


Fig. 144. — *Eristalis tenax*, larve ; schéma général d'après les dissections et des coupes sériées, vue latérale. Remarquer la forme de l'anneau de Weismann (*w*), *e. l. o.* : ébauche des lobes optiques ; *n. c. f.* : nerf cérébro-frontal ; *Tr.* : trachée.

Alors que l'œsophage coulisse dans l'anneau nerveux péri-œsophagien et demeure en quelque sorte indépendant de lui, l'aorte au contraire est fixée sur le cerveau en arrière duquel elle se dilate. C'est autour de cette dilatation que se trouve l'anneau de Weissmann. Celui-ci a chez les Eristales une forme particulière : il est constitué de deux demi-anneaux unis à angle droit. Le demi-anneau vertical est à cheval sur l'aorte et contient en son sommet le corps allate. Le demi-anneau horizontal, convexe en arrière, est situé dans la paroi ventrale de l'aorte ; sa partie postérieure est constituée par les deux corps paracardiaques fusionnés en une seule masse. Dans l'épaisseur de l'anneau de Weissmann se trouvent les deux nerfs allates, venant des corps paracardiaques. Le corps allate adhère au cerveau et reçoit de chaque côté une fine trachée.

Le corps paracardiaque est innervé par deux nerfs paracardiaques qui possèdent chacun deux racines intracérébrales. Ils résultent donc de la

fusion des nerfs internes et externes, comme chez les autres Diptères. Entre le corps paracardiaque et la partie postérieure du nerf récurrent (qui correspond, rappelons-le, au nerf œsophagien), est tendu un petit filet nerveux, véritable anastomose paracardio-sympathique qui a exactement la même position que celle des Tipules.

Chez l'Eristale adulte, l'ensemble a subi de nombreuses modifications (fig. 145). Les glandes se trouvent dans le prothorax ; le corps allate n'est donc plus en relations avec le cerveau. Le corps paracardiaque est fusionné avec le ganglion ventriculaire, deux nerfs allates très courts entourent l'aorte, et l'anneau se ferme par le corps allate unique sus-aortique (fig. 146).

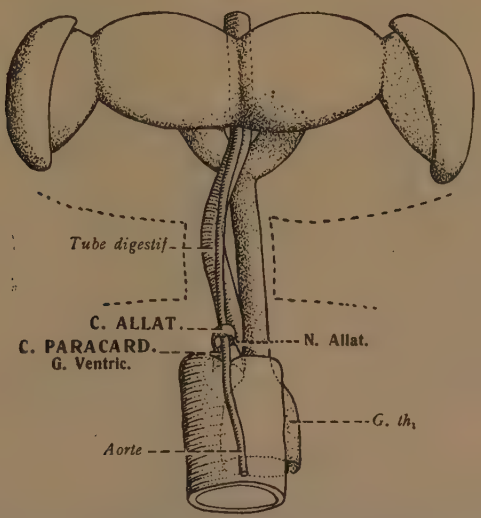


Fig. 145. — *Eristalis tenax*, adulte ; schéma général, vue supérieure. Les formations sympathiques ne sont pas représentées. *G.* th_1 : ganglion prothoracique.

Les deux nerfs paracardiaques conservent leur individualité. La figure 147 montre ces formations, vues de profil, chez la Mouche adulte ; elles sont en tous points comparables à celles de l'Eristale.

Chez la pupe, l'anneau de Weissmann (fig. 148), prend très rapidement (dès 24 heures) la position postérieure qu'il conserve chez l'adulte, le corps paracardiaque se fusionne avec le ganglion ventriculaire, et les nerfs paracardiaques se dégagent de l'anneau. Cependant l'anneau demeure très large car les cellules qui le constituent ne disparaissent que tardivement (vers le 5e ou 6e jour).

Ainsi que l'ont bien montré E. Thomsen et M. Vogt, l'anneau de Weissmann larvaire ou pupal est constitué par trois portions à significations bien différentes (fig. 148) :

1° Dans la partie dorsale se trouve le corps allate globuleux constitué de façon homogène par de petites cellules à petit noyau (6 à 7 μ) riches en

mitochondries filamenteuses. Il est facile d'y observer, après fixation osmiée, des phénomènes de sécrétion à partir de ces mitochondries, sécrétion toujours beaucoup plus intense au centre qu'à la périphérie (fig. 149).

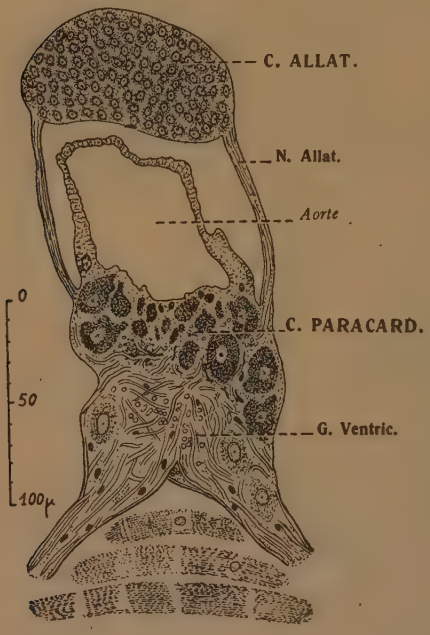


Fig. 146. — *Eristalis tenax*, adulte ; coupe passant par le plan des nerfs allates ; Champy, hématoxyline.

2° Les deux branches latérales de l'anneau sont constituées par les nerfs allates autour desquels se trouve un revêtement continu de grandes cellules à noyau volumineux (15 à 20 µ) nettement différentes des précédentes. Ce sont elles qui disparaissent pendant la pupaison en ne laissant subsister que des nerfs allates nus. Elles ont été assimilées par E. Thomsen à des cellules péricardiales et je suis absolument du même avis, cette interprétation ayant des preuves multiples : structure identique aux autres cellules péricardiales du même individu, et aux cellules péricardiales observées chez les larves de Nématocères. L'étude cytologique de ces éléments sera faite dans un autre chapitre ; indiquons cependant que si les méthodes ordinaires ou même les fixateurs tels que le Champy n'y montrent aucune sécrétion, la méthode à l'iodure d'osmium y met en évidence de nombreuses inclusions probablement sécrétées (voir la figure 165).

3° Enfin la partie ventrale de l'anneau, faisant corps avec la paroi ventrale de l'aorte, correspond aux corps paracardiaques fusionnés. Comme il l'a été mentionné plus haut, ils sont isolés chez la larve, fusionnés au

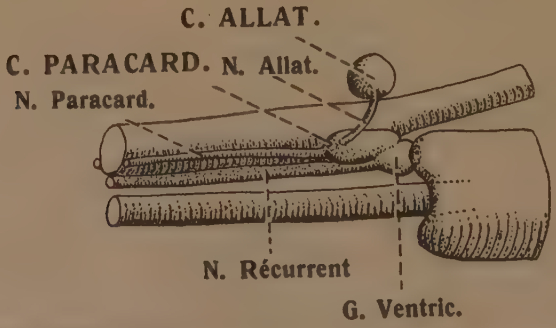


Fig. 147. — *Musca domestica*, adulte ; schéma général, vue latérale.

contraire avec le ganglion ventriculaire chez la pupe et l'imago. Les corps paracardiaques sont formés par d'assez nombreuses cellules chromophiles de grande taille (25 à 30 μ) dont on voit nettement les nombreux prolonge-

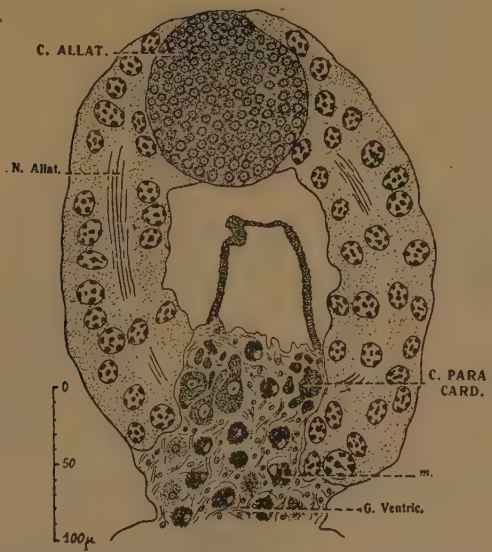


Fig. 148. — *Eristalis tenax*, pupe de trois jours ; coupe passant par le plan des nerfs allates ; Champy, hématoxyline. *m.* : macrophages histolytiques.

Fig. 149. — *Eristalis tenax*, adulte ; corps allate ; Champy, hématoxyline. Remarquer les boules de sécrétion hématoxylinophile qui se forment à partir des mitochondries filamenteuses. Cette sécrétion se fait surtout dans la région centrale. A chaque extrémité du corps allate se trouve un nerf allate.

ments (fig. 150). Elles ont les réactions caractéristiques : osmiophiles, hématoxylinophiles après fixateurs osmiés, ponceauphiles ou fuchsinophiles. Cette dernière affinité colorante avait déjà été montrée par E. Thomsen. Dans le cas de la pupe ou de l'adulte ces cellules chromophiles se distinguent nettement des cellules ganglionnaires voisines. Les cellules chromophobes sont peu abondantes.

Chez les autres Cyclorraphes que j'ai pu examiner, la morphologie des

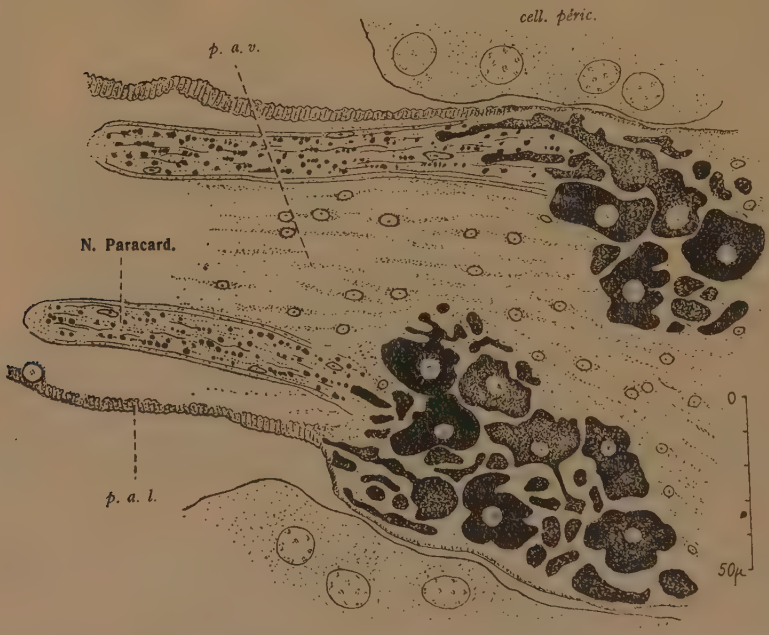


Fig. 150. — *Eristalis tenax*, larve ; coupe horizontale du corps paracardiaque ; Champy, imprégnation osmique pendant 5 jours. On voit les belles cellules chromophiles, à nombreux prolongements, groupées en deux amas qui se fusionnent dans les coupes sous-jacentes. Les nerfs paracardiaques contiennent des grains de sécrétion osmiophile. *cell. péric.* : cellules péricardiales ; *p. a. l.* et *p. a. v.* : paroi aortique latérale et ventrale.

glandes rétrocérébrales était identique, à peu de chose près. Seule différait la structure du corps allate. Les Eristales ont en effet un corps allate formé par un grand nombre de petites cellules. On trouve cette même constitution *(type parvo-cellulaire)*, en plus de *Eristalis*, chez *Drosophila* et *Calliphora*. Thomsen la signale en outre chez *Lucilia*. Par contre, chez *Musca* et *Ocyptera*, l'aspect du corps allate est bien différent (fig. 151) : il est formé par quelques cellules de grande taille, à noyau volumineux, à cytoplasme riche en inclusions, et toujours peu nombreuses (une dizaine). Thomsen avait déjà signalé cette particularité chez *Musca*.

Il serait intéressant d'étudier sous cet angle un grand nombre de genres,

pour catégoriser davantage les deux types, parvo- et magno-cellulaire, voir s'il existe des intermédiaires, et voir si cette distinction se superpose à la classification. Il ne le semble pas à première vue car des genres appartenant à la même famille des *Tachinidæ*, comme *Calliphora* et *Ocyptera*, sont de types différents.

Donnons enfin un résumé des caractères très spéciaux des organes endocrino-sympathiques des Cyclorraphes :

— stomatogastrique caractérisé par la fusion des deux nerfs œsophagiens et des deux ganglions ventriculaires (comme chez les Brachycères) et par la disparition du ganglion hypocérébral ;

— corps paracardiaques fusionnés entre eux, situés dans la partie ventrale de l'aorte, indépendants chez la larve (comme chez les Brachycères adultes), fusionnés avec le ganglion ventriculaire chez la pupe et l'adulte ;

— corps allate impair situé au-dessous de l'aorte, relié aux corps paracardiaques par deux nerfs allates (reliquat de la dualité primitive) entourant l'aorte ;

— chez les larves et les pupes, les nerfs allates sont revêtus de cellules péricardiales, ce qui réalise alors un épais anneau péri-aortique (anneau de Weissmann).

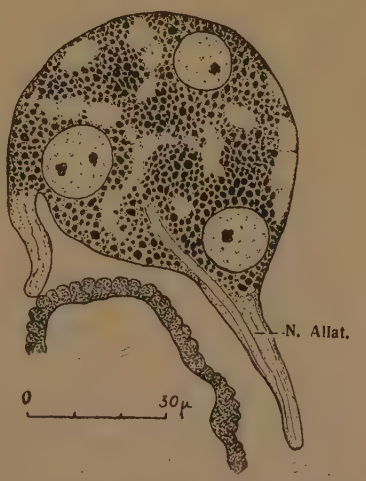


Fig. 151. — *Ocyptera brassicaria*, adulte ; corps allate coupé transversalement ; Champy-hématoxyline. Le corps allate est du type magno-cellulaire et s'oppose nettement à celui de l'Eristale. Remarquer les grains de sécrétion et les deux nerfs allates.

La plupart de ces caractères avaient déjà fait leur apparition chez les Brachycères. Ceux que possèdent en propre les Cyclorraphes sont la disparition du ganglion hypocérébral et la fusion, chez la pupe et l'adulte, des corps paracardiaques et du ganglion ventriculaire.

4. Hyménoptères.

Les glandes rétrocérébrales des Hyménoptères sont assez anciennement connues. Confondues avec les éléments sympathiques, elles furent décrites par Brandt (1879) chez *Bombus terrestris*, et par Carrière et Burger (1898) chez *Chalicodoma*. Janet (1899-1900) étudia avec précision le complexe rétrocérébral de la Fourmi *Myrmica rubra ;* il en observa le sympathique, où il reconnut un ganglion œsophagien (= hypocérébral) et deux nerfs œsophagiens ; il décrivit également les deux « ganglions fusiformes » (= corps paracardiaques) et les *corpora allata*. Il donna même une interprétation logique de ces derniers qui se seraient formés simultanément à l'invagination tentoriale et représenteraient la furca mandibu-

laire (il se base sur le pouvoir chitinogène des corps allates des Phasmes, tel que le concevait Heymons).

Nabert (1912) étudie les corps allates de divers Hyménoptères : *Lasius flavus* et *niger*, *Vespa germanica*, *Chalicodoma muraria*, *Bombus* sp. et *Apis mellifica ;* il observe nettement les deux « ganglions pharyngiens » (= corps paracardiaques) qui sont peu développés chez les larves, alors que les allates sont de belle taille.

Nelson (1924) décrit rapidement ces organes chez la larve de l'Abeille ; le stomatogastrique est constitué par un ganglion frontal suivi d'un nerf récurrent qui se bifurque, les corps allates sont deux masses sphériques situées sur la partie dorsale du tentorium, et constitués par de grandes cellules polyédriques.

Dans son travail général de 1937, de Lerma s'occupe des « corpi faringei » de *Vespa crabro* et en donne une assez bonne description. Il y trouve des cellules chromophiles et des gouttes de sécrétion. Ces organes sont innervés par de robustes nerfs pharyngiens. En 1940, Rehm étudie très rapidement les éléments sympathiques de l'Abeille. Sa description du stomatogastrique confirme celle de Nelson (il constate en particulier l'absence du ganglion hypocérébral) ; il cite en outre les deux ganglions pharyngiens et les deux corps allates. Hanström (1942) décrit rapidement les *corpora cardiaca* et *allata* d'*Apis mellifica* et de *Vespa crabro ;* il observe des différences de volume selon les castes (corps allates petits chez les mâles, plus gros chez les ouvrières, et très gros chez les reines).

L'innervation des glandes rétrocérébrales a été étudiée en premier lieu par Stärcke (1938) qui signale chez les Fourmis un « grand nerf sympathique » en rapport avec les corps allates ; les origines de ce nerf seraient au voisinage de la terminaison du nerf ocellaire médian, si bien que l'auteur pense à une stimulation de ces glandes par la lumière. Hanström (1942) observe deux paires de nerfs paracardiaques et suppose que l'origine de la paire interne résiderait dans les cellules neuro-sécrétrices particulières que Weyer (1938) avait observées dans la *pars intercerebralis*.

Mes recherches ont porté sur les Hyménoptères suivants :

Symphytes : *Selandria* sp.
Apocrites : *Scolia flavifrons* F.
Vespa crabro L.
Vespula germanica F.
Cryptochilus annulatus F.
Pheidole pallulida Nyl.
Aphænogaster sp.
Camponotus lateralis Ol., larves, nymphes et adultes.
Xylocopa violacea Latr.

Les glandes rétrocérébrales sont parfaitement homogènes dans l'ordre. Les variations dans les différentes espèces sont minimes.

Le sympathique est schématique : ganglion frontal, nerf récurrent, ganglion hypocérébral allongé suivi de deux nerfs œsophagiens. Les variations ne portent que sur le ganglion hypocérébral qui existe chez les Symphytes (fig. 152) et les Fourmis (fig. 153), qui disparaît chez les Guêpes

et les Abeilles ; le nerf récurrent se bifurque alors directement en deux nerfs œsophagiens.

Les corps paracardiaques sont situés dans la paroi latérale de l'aorte. Leurs bords supérieurs peuvent se fusionner en arrière (fig. 152). Ils sont

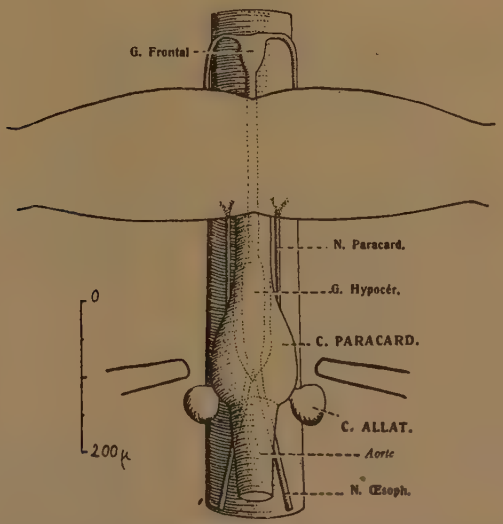


Fig. 152. — *Selandria*, schéma général, vue supérieure. De part et d'autre des corps paracardiaques, les gros traits noirs indiquent les limites de la tête et du prothorax.

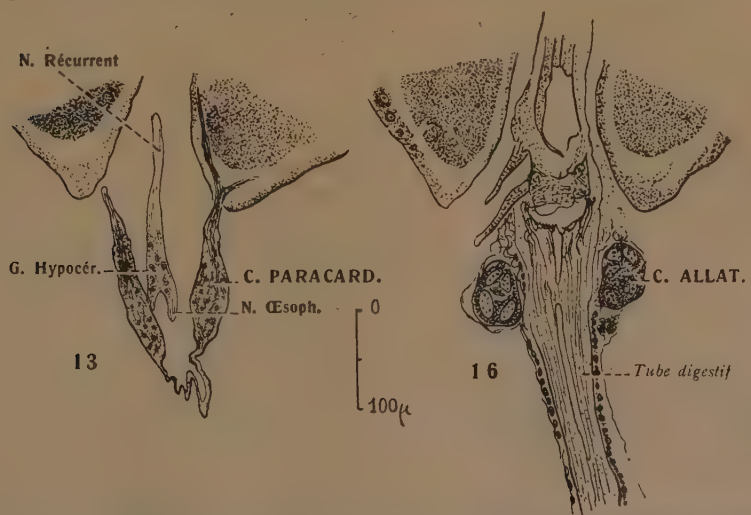


Fig. 153. — *Aphænogaster*, femelle sexuée ; coupes horizontales sériées ; trichrome de Masson. La coupe 13 montre les corps paracardiaques et le ganglion hypocérébral ; la coupe 16 passe plus bas, au niveau des corps allates. Remarquer sur la coupe 13 les deux racines du nerf paracardiaque droit.

trapus et situés assez loin du cerveau, à la limite de la tête et du prothorax chez les Symphytes *(Selandria)*, plus près du cerveau et en pleine tête chez les formes supérieures. La structure du corps paracardiaque est

Fig. 154. — *Vespula*, coupe transversale ; Champy-hématoxyline.

caractérisée par la faible chromophilie des éléments qui les constituent. A l'inverse des autres groupes, ils se colorent toujours moins intensément que les corps allates. Ils sont formés par des fibres nerveuses, abondantes surtout dans la zone externe qui reçoit le nerf paracardiaque, par des cellules gliales, et par des cellules faiblement chromophiles dont les prolongements paraissent se disposer perpendiculairement à la face interne, ce qui a pu faire penser de Lerma à une structure épithéliale.

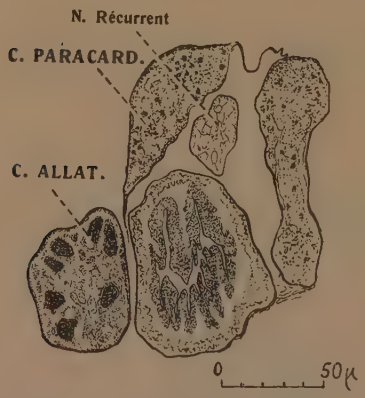


Fig. 155. — *Aphænogaster*, femelle sexuée ; coupe transversale très asymétrique ; trichrome de Masson. On voit à gauche un corps allate en contact partiel avec la partie latérale de l'aorte. A droite, le corps paracardiaque se prolonge très bas.

Les corps paracardiaques sont innervés chacun par un nerf paracardiaque situé le long de l'aorte et qui l'aborde par sa face externe. Ce nerf est en réalité double ainsi que le montrent ses deux racines intracérébrales (fig. 152), l'une interne, l'autre externe. Je n'ai pu suivre leur trajet dans le cerveau.

Quelques variations sont à signaler dans la disposition des corps paracardiaques. Chez les *Vespidæ* (fig. 154) ainsi que chez *Cryptochilus*, ils sont situés comme chez *Selandria*, c'est-à-dire dans les parois latérales de l'aorte, au-dessus de l'œsophage selon la disposition habituelle chez de nombreux Ptérygotes. Chez les Fourmis (fig. 155), l'aorte est plus développée par rapport à l'œsophage, si bien qu'elle le coiffe comme un fer à

cheval. Les corps paracardiaques, situés dans les parois latérales de l'aorte, descendent donc très bas ventralement et les corps allates sont eux-mêmes en partie au contact des expansions aortiques latéro-ventrales.

Chez *Xylocopa* enfin (fig. 156), la disposition des corps paracardiaques est encore plus particulière. A peu près au niveau de leur milieu, l'aorte se divise en deux parties, l'une ventrale, l'autre dorsale. Cette dernière constitue à proprement parler le vaisseau dorsal et se prolonge en arrière. La partie ventrale au contraire recouvre l'œsophage, contient dans ses

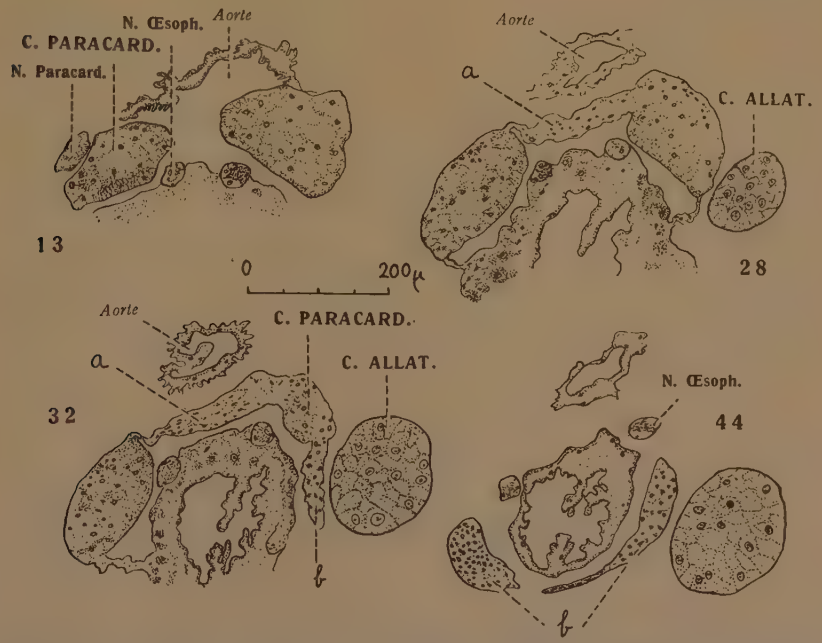


Fig. 156. — *Xylocopa*, coupes transversales sériées ; Champy-hématoxyline. Remarquer la séparation de l'aorte en deux portions (voir le texte) sur les coupes 28 et 32, et les deux anastomoses inter-paracardiaques, l'une sus-œsophagienne (*a*), l'autre sous-œsophagienne (*b*).

parois latérales la moitié postérieure des corps paracardiaques (coupes 28 et 32 de la figure 156), puis se termine en cul-de-sac. Les corps paracardiaques se fusionnent dans la partie dorsale de ce recessus aortique. Ils s'étendent d'autre part assez loin de part et d'autre de l'œsophage et se terminent ventralement et postérieurement par un appendice (coupe 44 de la figure 156) qui ne contient que des noyaux gliaux et se fusionne avec son homologue au-dessous de l'œsophage. Le tout constitue alors un anneau complet péri-œsophagien.

Les corps allates des Hyménoptères sont des formations globuleuses situées de part et d'autre de l'œsophage, appendues à la moitié postérieure des corps paracardiaques, presque au contact de ceux-ci, si bien que les nerfs allates ne sont pratiquement pas individualisés. Chez les Fourmis ils

sont situés un peu plus en avant et sont partiellement au contact des parois aortiques (fig. 153 et 155). Leur constitution est caractéristique : ils sont en effet formés de grandes cellules polyédriques à gros noyaux qui rappellent celles des Trichoptères et des Lépidoptères.

Les larves que j'ai étudiées, c'est-à-dire celles de *Camponotus*, ont des corps paracardiaques très réduits, presque inexistants, simples épaississements de la paroi aortique, alors que les corps allates sont presque aussi développés que chez les adultes.

En résumé, les organes rétrocérébraux des Hyménoptères présentent les caractères suivants :

— sympathique du type évolué, possédant deux nerfs œsophagiens : le ganglion hypocérébral n'existe que chez les Symphytes et les Fourmis, il a disparu chez les autrés groupes ;

— corps paracardiaques bien développés à l'état imaginal, situés dans les parois latérales de l'aorte ;

— deux nerfs paracardiaques possédant chacun deux racines intracérébrales, l'une interne, l'autre externe ;

— deux corps allates latéro-œsophagiens, avec nerfs allates très courts, constitués par de grandes cellules polyédriques peu nombreuses.

Chez les formes primitives (Symphytes) ces caractères rappellent ceux des Panorpes. Comme chez ces dernières, les glandes des Symphytes sont éloignées du cerveau, situées à la limite de la tête et du thorax.

CHAPITRE X

ÉTUDE SYNTHÉTIQUE CHEZ LES PTÉRYGOTES ; APPLICATION A LA SYSTÉMATIQUE

Ainsi que les chapitres précédents l'ont montré, les variations morphologiques des éléments endocrino-sympathiques céphaliques sont assez grandes chez les Ptérygotes. On doit cependant remarquer la constance de ces organes. Ils sont en effet d'une grande importance pour la vie de l'Insecte, puisqu'ils agissent sur la mue, la métamorphose, et les fonctions sexuelles. Or les systématiciens se basent sur de tels organes, constants car fondamentaux, mais présentant de grandes variations, comme ailes, pattes, armature buccale, etc... Les éléments endocrino-sympathiques sont plus constants même que les ailes et les pattes. Leurs variations doivent donc avoir un grand intérêt pour la Systématique.

La première partie de ce chapitre est consacrée à l'étude générale de chaque organe endocrine pris en particulier et à son évolution dans le groupe des Ptérygotes. Ces données seront ensuite appliquées à la classification.

1. Le système stomatogastrique.

La portion antérieure de ce système, commençant au ganglion frontal qui est constant chez les Ptérygotes, est toujours impaire. Sa portion postérieure est parfois impaire et parfois paire, selon qu'il existe un ou deux

nerfs œsophagiens. Deux grands types morphologiques existent donc : type I (portion postérieure impaire), type II (portion postérieure paire). C'est le type I qui est le plus primitif : on le rencontre en effet chez les Ptérygotes inférieurs et, nous le verrons plus loin, chez les Aptérygotes.

Le stomatogastrique le plus simple est constitué par un ganglion frontal suivi d'un nerf récurrent qui se prolonge en un nerf œsophagien ; il existe un *nervus connectivus ;* c'est là le stomatogastrique des Ephémères. Nous le schématiserons ainsi : GF (n. c.) + NR. Chez les Odonates et les Blattoptéroïdes, on voit apparaître, plus ou moins bien développé, le ganglion hypocérébral ; c'est le type GF (n. c.) + GH + NO. On le retrouve chez les Psocoptéroïdes. Chez les Paranéoptères supérieurs (Hémiptéroïdes), le *nervus connectivus* a disparu (type GF + GH + NO), et parfois le ganglion hypocérébral régresse à son tour *(Cicadidæ).*

Le type II, à deux nerfs œsophagiens, apparaît chez les Orthoptéroïdes. Certaines formes de ce groupe sont encore cependant du type I (*Chloroperla* chez les Plécoptères ; Phasmes ; *Tachycines* chez les Orthoptères). Le type II se trouve pour la première fois chez la plupart des Orthoptères et chez les Dermaptères ; ils n'ont pas de *nervus connectivus* (type GF + GH + 2NO). Les Névroptéroïdes, bien qu'à métamorphoses complètes, ont un stomatogastrique plus primitif, puisqu'il comporte un *nervus connectivus :* GF (n. c.) + GH + 2NO. Ce caractère disparaît rapidement chez les autres Oligonéoptères : les Mécoptères, Aphaniptères, Nématocères et certains Coléoptères (Lamellicornes) sont du type GF + GH + 2NO. On assiste ensuite à une régression chez les formes plus évoluées : les Trichoptères et certains Coléoptères *(Hydrophilidæ)* perdent leur ganglion hypocérébral (GF + 2NO).

Dans les autres groupes, la régression va encore plus loin et aboutit à un retour au type I. Les Lépidoptères et la plupart des Coléoptères ne sont plus que du type GF + NR. Chez les Diptères supérieurs, il semble qu'il y ait fusion des deux portions paires, et on assiste à un développement prédominant des ganglions ventriculaires, très variables dans les autres groupes : alors que l'on trouvait la formule GF + GH + 2GV chez les Nématocères, elle devient GF + GH + 1GV chez les Brachycères, puis seulement GF + GV chez les Cyclorraphes.

Le tableau suivant résume cette évolution :

Type I primitif :
- GF (n. c.) + NR : Ephémères.
- GF (n. c.) + GH diffus + NO : Odonates, Blattes, Embioptères, Mallophages, Anoploures.
- GF (n. c.) + GH + NO : Mantes, Isoptères, Psoques.
- GF + GH + NO : Plécoptères *(Chloroperla)*, Phasmes, Orthoptères *(Tachycines)*, Hémiptères.

Type II :
- GF (n. c.) + GH + 2NO : Mégaloptères, Planipennes.
- GF + GH + 2NO : Orthoptères, Dermaptères, Coléoptères (Lamellicornes), Mécoptères, Aphaniptères, Nématocères.
- GF + 2NO : Coléoptères (Hydrophilides), Trichoptères.

Type I par régression :
- GF + NR : Lépidoptères, la plupart des Coléoptères.
- GF + GH + GV : Brachycères orthorraphes.
- GF + GV : Cyclorraphes.

2. Les nerfs paracardiaques.

Ainsi que l'a bien montré Hanström (1940), ils sont constamment au nombre de *deux paires* chez tous les Ptérygotes. Leurs portions extracérébrales sont parfois plus ou moins fusionnées, mais ils sont toujours indépendants à l'intérieur du cerveau.

1° *Portions intracérébrales.*

Les nerfs paracardiaques internes ont une disposition particulièrement constante. Leurs cellules d'origine sont symétriquement disposées, de part et d'autre du sillon qui sépare en deux la face supérieure du cerveau, c'est-à-dire entre les corps pédonculés, dans la *pars intercerebralis*, qui fait partie intégrante du protocérébrum. Ces cellules, en nombre variable, se confondent parfois avec les éléments environnants (Ephémères, Blattes ; voir les figures 5, 6, 17) mais dans d'autres cas, s'en distinguent nettement (fig. 125, 135 et 142) par leur taille plus grande, leur cytoplasme plus abondant et surtout leur colorabilité particulière (hématoxylinophilie après les fixateurs osmiés, ponceauphilie si l'on utilise la coloration trichromique de Masson). Ce dernier caractère leur est commun avec les cellules paracardiaques.

Selon que le cerveau est plus ou moins basculé en arrière, ces centres se trouvent dans la partie antérieure, moyenne, ou postérieure de la *pars intercerebralis*. Ils sont assez constamment entre les corps pédonculés. Chez le Phasme *Clonopsis* (fig. 39) on les voit dans deux petits lobes occipitaux faisant saillie sur le bord postérieur du cerveau.

Le trajet intracérébral des nerfs internes est toujours le même et, à la suite de Hanström, je l'ai décrit précédemment à maintes reprises : direction d'abord antérieure puis inférieure, entre-croisement à la partie antérieure du cerveau, puis retour en arrière (voir les figures 1, 4, 6, 35, 46, 47, 48, 82, 83, 125, 135).

Je n'ai pu observer cette disposition chez tous les groupes, mais elle est invariable chez ceux que j'ai étudiés de ce point de vue (Ephémères, Odonates, Blattes, Phasmes, Orthoptères, Cicadaires, Coléoptères, Mécoptères, Diptères). Elle paraît donc être constante dans l'ensemble des Ptérygotes.

L'origine des *nerfs paracardiaques externes* est beaucoup plus difficile à préciser car leurs cellules sont moins caractéristiques. J'ai pu néanmoins la trouver avec certitude chez les Ephémères, les Brachycères, les Cicadaires et les Cochenilles. Dans les deux premiers groupes ces centres sont situés dans les parties latérales du protocérébrum, en avant des corps pédonculés (fig. 4, 5 et 142). Dans les deux derniers ils sont beaucoup plus rapprochés de la ligne médiane, immédiatement en arrière des centres des nerfs internes, dans le triangle interocellaire (fig. 82, 83, 85 et 95).

Dans les autres groupes, où je n'ai pu retrouver ces centres, leur situation était indiquée par la direction des nerfs paracardiaques externes : médiane chez les Hémiptères (donc identique au type Cigale), latérale chez tous les autres (donc du type Ephémère ou Taon).

De ces centres, les nerfs paracardiaques externes se dirigent à travers le cerveau vers leurs points d'émergence, soit directement en cas de centre médian (type Cigale, voir la figure 85), soit en contournant en avant et en dedans les corps pédonculés, si leurs centres sont latéraux.

Rappelons enfin l'existence certaine chez les Cigales d'une troisième paire, déjà décrite par Pflugfelder (1936), et d'origine tritocérébrale. Son trajet est très court et elle va se fusionner avec les autres à leur point d'émergence. Je n'ai pu vérifier si cette paire existe dans les autres groupes. Hanström (1940, 1942) ne la signale pas.

2° *Portions extracérébrales.*

Issus de la face postérieure du cerveau, dans sa portion inférieure, les quatre nerfs paracardiaques se dirigent en arrière vers les corps paracardiaques. Ils peuvent demeurer indépendants ou se fusionner deux par deux pour réaliser de chaque côté un seul nerf paracardiaque. Ainsi — et cela est très utile pour la Systématique — peut-on distinguer trois dispositions : nerfs internes et externes indépendants, partiellement fusionnés, ou fusionnés sur la totalité de leur trajet extracérébral. C'est la première disposition qui se rencontre chez les formes inférieures ; c'est elle qui est primitive. Voici la répartition de ces trois types :

I. Indépendance des nerfs paracardiaques :
Paléoptères (Ephémères, Odonates).
Blattes et Mantes.
Orthoptéroïdes (Plécoptères, Phasmes, Orthoptères).
Psocoptéroïdes (Psoques, Mallophages, Anoploures).
Coléoptères (sauf Malacodermes).
Névroptéroïdes (Mégaloptères, Planipennes).
Trichoptères et Lépidoptères.

II. Fusion partielle des nerfs paracardiaques :
Isoptères et Embioptères.
Dermaptères.
Hétéroptères.
Malacodermes.

III. Fusion totale des nerfs paracardiaques dans leur trajet extracérébral :
Thysanoptères.
Homoptères.
Mécoptères, Aphaniptères, Diptères, Hyménoptères.

En général, surtout chez les formes inférieures, ces nerfs abordent les corps paracardiaques à leur extrémité antérieure. Dans certains cas cependant la pénétration se fait sur leur bord externe (Hémiptères) ou parfois à leur extrémité postérieure (par exemple le nerf paracardiaque externe des Mégaloptères).

Les rapports des nerfs paracardiaques avec l'aorte sont variables. Le nerf externe, quand il est indépendant de l'interne, est toujours libre. Par contre le nerf interne est souvent inclus dans la paroi aortique (Paléoptères et Polynéoptères), et il semble que ce soit la disposition primitive, ce nerf ayant la valeur d'un nerf aortique.

3. Corps paracardiaques.

Relativement homogènes dans tout le groupe des Ptérygotes, les corps paracardiaques sont des formations constituées par des cellules sécrétrices très particulières qui seront étudiées dans le chapitre suivant (cellules chromophiles) et qui s'observent constamment dans tous les groupes. Elles sont plus ou moins mélangées à des fibres nerveuses et à du tissu glial (cellules chromophobes).

Deux caractères sont soumis cependant à des variations importantes : leurs rapports avec l'aorte, et leur structure générale.

Primitivement, les corps paracardiaques sont situés *dans la paroi même du vaisseau dorsal*, d'où leur dénomination. Ils sont inclus dans cette paroi, au même titre que les nerfs paracardiaques internes. Du fait même de la continuité de la paroi aortique, les corps paracardiaques peuvent se fusionner entre eux, soit dans la partie supérieure de l'aorte, soit dans sa partie inférieure, soit dans les deux à la fois (disposition annulaire). Les corps paracardiaques se présentent alors comme des renflements de la paroi aortique, nettement reconnaissables sur le vivant grâce à leur teinte blanc bleuté, leur opacité et leur rigidité qui contrastent avec la translucidité et la souplesse du vaisseau dorsal.

Ces corps paracardiaques INTRAPARIÉTAUX présentent en général leur maximum de développement dans les parties latéro-ventrales de l'aorte, à un niveau où le tube aortique est encore largement ouvert du côté ventral. Ils paraissent donc se trouver *au-dessous* de l'aorte, mais se prolongent vers le haut par des lames amincies qui peuvent se rejoindre au-dessus de l'aorte. C'est la disposition la plus fréquente (Blattoptéroïdes, Plécoptères, Dermaptères, Psoques, Névroptéroïdes, Mécoptères, la plupart des Diptères). Parfois ils *entourent* presque complètement l'aorte (Phasmes, Orthoptères). Chez les Ephémères enfin, ils ont une situation très spéciale, unique, dans la paroi aortique *supérieure*.

Dans d'autres cas, les corps paracardiaques ne sont que PARTIELLEMENT INTRAPARIÉTAUX, et cela de deux façons. Chez les Hétéroptères, seules leurs parties postérieures fusionnées se trouvent dans la paroi inférieure de l'aorte ; les parties antérieures divergent. Ainsi est réalisé un véritable carrefour entre les corps paracardiaques et les corps allates, c'est la *lame fibro-gliale*. Chez les Cicadaires, les Pucerons et la plupart des Coléoptères, les corps paracardiaques se développent latéralement si bien que seule leur portion interne est située dans la paroi aortique.

Souvent enfin, les corps paracardiaques n'ont plus de relations directes avec l'aorte, ils sont LATÉRALISÉS. L'évolution vers la latéralisation se produit indépendamment dans divers groupes : Mallophages, Anoploures, Thysanoptères, Psylles et Cochenilles pour les Paranéoptères ; Trichoptères, Lépidoptères, Aphaniptères, *Tipulidæ*, et certains Coléoptères parmi les Oligonéoptères. Cette évolution est particulièrement nette dans le groupe des Hétérogastres, ainsi qu'on l'a vu précédemment.

La structure même des corps paracardiaques peut varier. Le cas le plus général, le cas primitif aussi, est celui où ils sont constitués par de *nom-*

breuses cellules chromophiles de taille moyenne, plutôt petites, mélangées à des fibres nerveuses et à des éléments chromophobes, et dont les prolongements forment un fouillis inextricable. Ces cellules chromophiles sont réparties sans ordre, tout au plus peuvent-elles être plus abondantes à la périphérie. C'est la disposition que l'on observe chez les Paléoptères, les Polynéoptères, la plupart des Oligonéoptères (et certains Paranéoptères).

Un autre type, réalisé chez les Trichoptères, les Lépidoptères et les Diptères est caractérisé par la présence d'*un petit nombre de grandes cellules chromophiles*, à prolongements plus rares, ou moins ramifiés.

Une troisième disposition s'observe chez certains Paranéoptères. C'est la *division en trois zones* des corps paracardiaques : zone antérieure à cellules très chromophiles, zone moyenne à cellules moins chromophiles et plus riche en fibres, zone postérieure enfin dépourvue de cellules chromophiles, constituant la lame fibro-gliale. Cette disposition ébauchée chez les Psoques et les Gymnocérates, est très nette chez les Cryptocérates.

Une quatrième forme n'est qu'un cas particulier du premier cas. C'est lorsque les corps paracardiaques sont *très réduits* (Mallophages, Anoploures, Thysanoptères) et ne sont formés que par deux ou trois cellules nobles.

4. Corps allates et leurs nerfs.

L'INNERVATION des corps allates se fait toujours par des fibres nerveuses venant des nerfs paracardiaques après avoir traversé les corps paracardiaques et constituant les *nerfs allates*. Une seule exception à cette règle : le cas des Ephémères dont les corps allates sont innervés par le ganglion sous-œsophagien. C'est là une disposition très primitive, plus primitive même que ce que l'on observe chez les Aptérygotes, ainsi que nous le verrons plus loin.

Les nerfs allates, à part le cas des Ephémères, existent toujours, mais leur trajet libre, des corps paracardiaques aux corps allates, est plus ou moins net. La longueur dépend de l'espacement de ces formations. Dans les cas où elles sont contiguës, le nerf allate paraît disparaître.

La DISPOSITION des corps allates la plus fréquente est *latérale*, de part et d'autre de l'œsophage. Selon les cas ils sont plus ou moins ventraux ou dorsaux. La situation ventrale paraît être la plus primitive. Cette disposition latérale s'observe dans les formes primitives de la plupart des groupes. L'évolution se fait ensuite toujours de la même façon : les corps allates remontent sur la face dorsale de l'œsophage, entre celui-ci et l'aorte ; ils sont d'abord contigus, puis ils se fusionnent. Parfois ils remontent plus haut et se fusionnent au-dessus de l'aorte. *Deux corps allates sous-aortiques* s'observent chez les Isoptères, les Phasmes, les Cryptocérates et les *Cicadidæ*. Dans les deux premiers groupes ils contractent des rapports très étroits avec l'aorte, si bien qu'ils paraissent inclus dans sa paroi (Isoptères) ou que certaines cellules aortiques se différencient à leur contact (« Durchlasszellen » décrites par PFLUGFELDER (1937) chez *Dixippus*).

Le *corps allate impair sous-aortique* est assez fréquent. Il est toujours en contact étroit avec les corps paracardiaques, si bien que les nerfs allates

sont mal individualisés. Cette disposition se rencontre dans divers groupes : Embioptères, Plécoptères du type *Nemoura*, Dermaptères, Psoques, Gymnocérates, Cicadelles, Pucerons. Schrader (1938) l'aurait même constatée chez quelques individus d'*Ephestia*, alors que tous les autres exemplaires avaient des corps allates pairs.

Le *corps allate impair sus-aortique*, dont les nerfs réalisent alors un anneau entourant l'aorte, ne se voit que chez les Diptères supérieurs (Brachycères et Cyclorraphes).

La structure même des corps allates présente des particularités intéressantes. Quatre types peuvent être décrits. Chez les Paléoptères (fig. 8 et 13), ils sont formés par d'*innombrables petites cellules à cytoplasme réduit* et dans lesquelles on ne peut mettre en évidence aucun signe cytologique de sécrétion ; l'aspect est tout à fait celui du tissu lymphoïde des Vertébrés *(corps allates pseudo-lymphoïdes)*.

Dans la plupart des autres groupes, les cellules allates sont toujours très nombreuses et petites, mais à cytoplasme plus abondant riche en mitochondries, en dictyosomes et en grains de sécrétion. C'est le type *parvocellulaire*, qui est de beaucoup le plus généralisé (fig. 16, 21, 44, 68, 81, 84, 98, 128, 134, 149).

Parfois au contraire les cellules allates sont de grands éléments, peu nombreux, à cytoplasme abondant riche en inclusions, et à noyau de grande taille souvent foliacé (fig. 116, 120, 122, 123, 151). C'est le type *magnocellulaire*, déjà ébauché chez les Panorpes, que l'on rencontre chez les Trichoptères, les Lépidoptères, quelques Cyclorraphes et les Hyménoptères.

Dans certains cas, on observe une structure qui rappelle la structure épithéliale primitive du corps allate, véritable *résurgence d'un caractère ancestral*. C'est la cavité centrale des corps allates des Phasmes, contenant une formation lamellaire peut-être de nature chitineuse. Ce sont également les « formations centrales », constituées par des couches concentriques chitinoïdes, qui existent chez les Psoques. C'est aussi la simple cavité centrale, très réduite d'ailleurs, des corps allates des Psylles.

C'est enfin la disposition radiaire des cellules allates chez les Embioptères, et la disposition en tourbillon que l'on trouve chez les Isoptères.

5. Les nerfs collatéraux du système allato-paracardiaque.

Nous avons mentionné à plusieurs reprises, au cours des chapitres précédents, l'existence de rameaux nerveux, venant des nerfs ou des corps paracardiaques, des nerfs ou des corps allates, se distribuant à diverses formations de la tête ou même du thorax, et pouvant s'anastomoser avec des faisceaux issus de la chaîne nerveuse. Ces nerfs peuvent avoir deux origines, leurs fibres provenant soit des nerfs paracardiaques eux-mêmes, soit du système stomatogastrique, par l'intermédiaire de l'anastomose paracardio-sympathique. Les formations les plus constantes sont les anastomoses sympathiques et les nerfs aortiques.

Les *anastomoses sympathiques* sont très fréquentes. Elles ne manquent

d'une façon certaine que chez les Ephémères, les Cryptocérates et certains Coléoptères. Je ne les ai point vues dans des groupes à représentants minuscules (Thysanoptères par exemple) mais ne peux affirmer leur absence. Par contre elles sont très faciles à mettre en évidence dans la plupart des groupes. La plus constante est l'*anastomose paracardio-hypocérébrale* ; elle se fait soit par fusions (Plécoptères, Mécoptères, Nématocères), soit par contiguïté (Odonates, Isoptères, Embioptères, Dermaptères, Gymnocérates, Cicadaires, Cochenilles), ou par des nerfs courts (Blattes, Phasmes, Orthoptères, Psoques, Névroptéroïdes, Brachycères), soit enfin par un long nerf (Psylles). Si le ganglion hypocérébral vient à régresser, une anastomose homologue se fait avec le nerf récurrent (Trichoptères, Lépidoptères, certains Hétérogastres).

D'autres types d'anastomoses sympathiques existent cependant : allato-œsophagienne des Blattes, paracardio-œsophagienne des Tipules, paracardio-ventriculaire (par fusion) des Cyclorraphes.

Ces anastomoses sympathiques sont probablement à deux sens : des fibres passent du stomatogastrique dans le système glandulaire qu'elles ne font probablement que traverser pour aller dans les nerfs latéraux, d'autres fibres, provenant des nerfs paracardiaques, vont dans le sympathique. Ce second contingent est très développé chez les groupes où la partie terminale du stomatogastrique est réduite.

Les *nerfs aortiques* sont remarquablement constants. Lorsque les corps paracardiaques sont inclus dans la paroi aortique, ces nerfs ne sont pas individualisés et sont simplement constitués par des fibres qui prolongent dans l'aorte les corps paracardiaques. Lorsque ces derniers sont latéralisés, les nerfs aortiques s'individualisent vraiment ; ils sont très nets chez les Mallophages, les Anoploures, les Thysanoptères, les Trichoptères.

Les *collatérales externes* ou nerfs latéraux sont extrêmement variées selon les groupes. Elles se dirigent en général latéralement et vers le bas, pour aller probablement dans les muscles de l'œsophage et du tentorium. Il est difficile de les homologuer d'un groupe à l'autre. Deux d'entre elles se retrouvent cependant dans divers groupes : le *nerf paracardio-maxillaire* qui se dirige en avant et va s'anastomoser avec le nerf maxillaire ou le nerf mandibulaire, le *nerf prothoracique* qui se dirige en arrière, dans le prothorax et s'anastomose avec un rameau issu du ganglion prothoracique. Le premier se trouve certainement chez les Cryptocérates et les Coléoptères, mais il existe probablement dans d'autres groupes. Le second est très net chez les Cicadaires et Hanström (1940) l'a observé chez les Plécoptères type *Chloroperla*.

6. Cellules péricardiales.

Connus depuis longtemps chez les Insectes (rappelons en particulier le travail de Hollande, 1924), ces éléments sont d'origine mésenchymateuse et se trouvent dans les sinus entourant le vaisseau dorsal, soit à l'état libre, soit agglomérés sur les différents organes. Ce sont de grandes cellules à cytoplasme abondant, souvent vacuolaire, paraissant proches parentes de

celles qui constituent le corps adipeux ; elles sont cependant bien moins surchargées que ces dernières, car elles ont, en plus du pouvoir de fixation, un pouvoir d'élaboration. Leurs fonctions sont importantes et assez analogues à celles du tissu réticulo-histiocytaire des Vertébrés ; ce sont des cellules néphrocytaires (au sens de Bruntz).

On en observe souvent autour de la région céphalique de l'aorte, donc autour des formations endocrines. Plus ou moins nombreuses selon les groupes, elles manquent souvent. Mais elles sont toujours plus abondantes chez les larves. Sans les avoir recherchées systématiquement, je les ai observées chez les Blattes, les Cicadelles, les Psylles, les Mégaloptères. Dans le premier de ces groupes elles sont libres ; il en existe toujours une ou deux au contact des corps allates de *Sialis*. Pflugfelder (1938) les a étudiées chez les larves de *Dixippus*.

Si elles sont mentionnées ici, c'est en raison des structures très particulières qu'elles forment chez les larves et nymphes de Diptères. Elles s'agglomèrent en effet avec les organes rétrocérébraux et constituent un véritable tissu qui, en raison de sa constance, doit avoir une action importante en relation avec les glandes endocrines. Chez les Nématocères elles s'agglomèrent autour des tissus trachéens rétrocérébraux (« glande péritrachéenne » de Possompès, 1946) ou autour des corps allates ainsi que je l'ai décrit chez *Culex* (voir la fig. 138). Chez les Cyclorraphes, elles constituent, en entourant les nerfs allates et le corps allate (fig. 148) l'anneau de Weissmann. Toutes ces formations, simples amas de cellules péricardiales et non véritables organes, disparaissent à la fin de la nymphose. Je n'ai pu les étudier chez les larves de *Tipulidæ* et de Brachycères.

Les données histophysiologiques seront mentionnées au chapitre suivant.

7. Application à la systématique des Insectes.

Les paragraphes précédents ont tenté de montrer l'évolution des principaux constituants du système sympathico-endocrinien céphalique. Avant d'appliquer ces variations à la systématique des Insectes, il est utile de discriminer quels sont les caractères nettement primitifs ou nettement évolués. Le tableau suivant permet de les reconnaître.

Si l'on envisage la répartition de ces caractères suivant les groupes, un premier fait s'impose immédiatement : la coexistence dans le même Insecte de caractères primitifs et de caractères évolués. C'est là une éventualité très fréquente et les exemples sont nombreux de cette « mosaïque » de caractères. Il faut donc les valoriser et les comparer aux autres critères qui sont utilisés dans la Systématique des Insectes.

Un second fait est non moins intéressant : le remarquable accord de ces données et de la classification moderne telle qu'elle a été présentée dans le chapitre II, découlant des conceptions de Lameere, de Martynov et de Jeannel. Leur confrontation montre que les caractères endocrino-sympathiques principaux sont ceux du stomatogastrique : type I chez les Paléoptères, les Paranéoptères, la moitié des Polynéoptères, ou type II (parfois régressé

secondairement en type I) chez la moitié des Polynéoptères et les Oligonéoptères. Dans ces sous-classes, les représentants primitifs de chaque groupe possèdent un *nervus connectivus* : tous les Paléoptères, les Paranéoptères inférieurs (Psocoptéroïdes), les Polynéoptères inférieurs (Blattoptéroïdes) et les Oligonéoptères inférieurs (Névroptéroïdes).

	Caractères primitifs	Type moyen	Caractères évolués
Stomatogastrique.	Simplicité (type I sans GH). Présence d'un *nervus connectivus*.	Type I évolué : GF + GH + NO. Type II : GF + GH + 2NO.	Régression vers le type I.
Nerfs paracardiaques.	Deux paires distinctes.	Fusion partielle.	Fusion totale extra-cérébrale.
Corps paracardiaques.	Situés dans les parois latéro-inférieures de l'aorte.	Situés dans les parois aortiques en totalité ou en partie.	Latéralisation. Cellules chromophiles de grande taille, peu nombreuses.
Corps allates.	Innervation sous-œsophagienne. Situation latéro-ventrale.	Situation latéro-dorsale ou dorsale.	Fusion sous- ou sus-aortique,
	Structure pseudo-lymphoïde. Rémanence de caractères embryonnaires.	Type parvo-cellulaire.	Type magno-cellulaire.

Dans l'évolution propre de chaque groupe, d'autres caractères ne sont pas moins intéressants : situation des corps paracardiaques, nombre, structure et situation des corps allates, indépendance ou fusion des nerfs paracardiaques.

Certains points de la classification moderne peuvent être ainsi modifiés ou précisés. Je les énumérerai rapidement :

1° *L'origine des Paranéoptères.* — Ceux-ci étant toujours du type stomatogastrique I se rattachent aux Blattoptéroïdes. D'ailleurs les Psoques sont très voisins des Blattes par leurs caractères sympathico-endocriniens.

2° *L'évolution des Hémiptéroïdes.* — Les plus primitifs (dualité des corps allates) sont incontestablement les Cryptocérates pour les Hétéroptères, les *Cicadidæ*, les Psylles et les Cochenilles pour les Homoptères.

3° *La situation des Embioptères.* — Par leur *nervus connectivus*, ils se rattachent nettement aux Blattoptéroïdes dont ils constituent les formes à corps allates fusionnés.

4° *L'origine des Oligonéoptères.* — Les Névroptéroïdes, par leur *nervus*

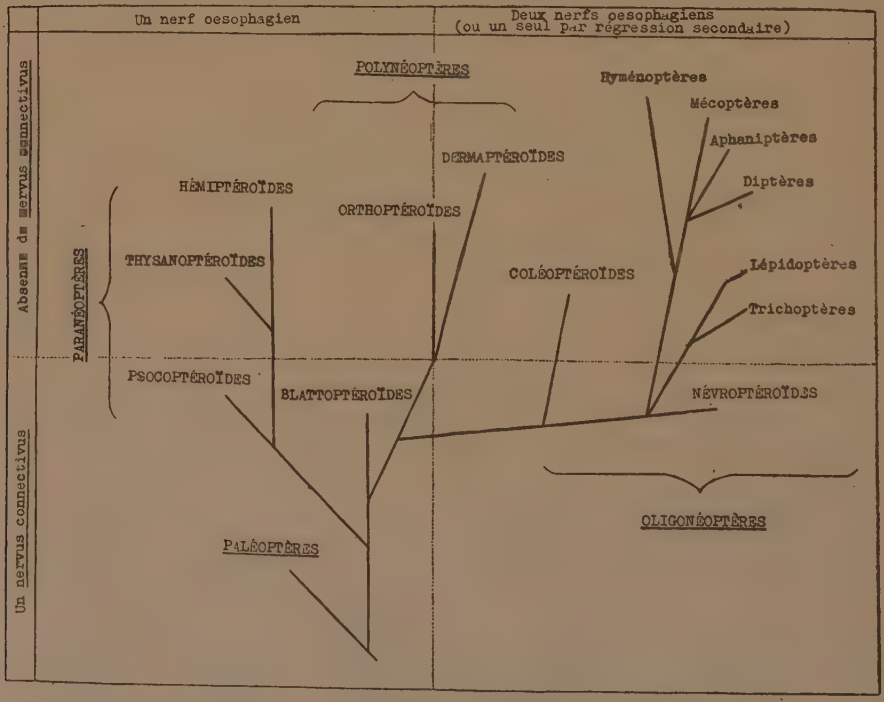
connectivus, paraissent les plus primitifs et se raccordent probablement à la souche des Orthoptéroïdes.

5° *La situation des Trichoptères et Lépidoptères.* — Cet ensemble demeure isolé en raison de ses nerfs paracardiaques indépendants (caractère primitif) et de ses glandes rétrocérébrales latéralisées (caractère évolué). Par ces deux points, il s'éloigne nettement des Mécoptéroïdes. Aussi me semble-t-il utile d'en faire un super-ordre particulier (Trichoptéroïdes).

6° *La situation des Aphaniptères.* — Par leurs nerfs paracardiaques fusionnés et leurs corps paracardiaques latéralisés, ils paraissent intermédiaires entre les Mécoptères et les *Tipulidæ*. Il est possible que ces trois groupes se greffent sur une même souche.

7° *La situation des Hyménoptères.* — Par leurs nerfs paracardiaques fusionnés et leurs corps paracardiaques intrapariétaux, ils se rattachent à la souche des Mécoptères.

Ainsi, d'après les caractères endocrino-sympathiques, la phylogénie des Ptérygotes peut être présentée de la façon suivante, telle qu'elle est schématisée sur le tableau suivant.



Les Blattoptéroïdes sont incontestablement les Néoptères les plus primitifs et paraissent se rattacher aux Paléoptères. De la souche Blattoptéroïde se différencient deux rameaux : l'un qui, par les Psocoptéroïdes, aboutit

aux Hémiptères, c'est le rameau Paranéoptères, l'autre qui aboutit aux Orthoptéroïdes et Dermaptéroïdes.

Ces derniers ont perdu leur *nervus connectivus* mais de leur souche possédant encore ce nerf se détachent les Oligonéoptères parmi lesquels les Névroptéroïdes l'ont encore. Les Coléoptéroïdes se détachent très tôt du tronc commun, puis les Trichoptéroïdes qui conservent encore leurs nerfs paracardiaques indépendants, mais dont les corps paracardiaques se latéralisent. Chez les restants (Mécoptères, Aphaniptères, Diptères, Hyménoptères) les nerfs paracardiaques se fusionnent.

Il ne s'agit là que d'un essai de phylogénie basé sur les caractères endocrino-sympathiques qui devront être confrontés avec d'autres. Mais il apparaît cependant qu'ils peuvent avoir un intérêt pour le systématicien dans la mesure où ils aident à préciser la situation ou les origines de certains groupes.

CHAPITRE XI

CYTOLOGIE ET HISTOPHYSIOLOGIE DU SYSTÈME ENDOCRINIEN CÉPHALIQUE DES PTÉRYGOTES

L'étude cytologique des organes rétrocérébraux, encore qu'elle n'ait été réalisée actuellement que d'une façon très incomplète, est pleine d'intérêt. Les chapitres précédents ont permis déjà au lecteur d'en reconnaître les lignes générales et les points sur lesquels doit porter notre effort analytique. On se représente aisément les corps paracardiaques à structure très complexe, contenant des cellules chromophiles à prolongements, les corps allates plus simples où les phénomènes de sécrétion sont souvent très nets, les cellules nerveuses de la *pars intercerebralis* qui les innervent, enfin les cellules péricardiales inconstantes dont l'action hormonale reste encore à élucider. Les deux points cytologiques essentiels sur lesquels se porte l'intérêt sont les cellules chromophiles des corps paracardiaques et les phénomènes histophysiologiques de la sécrétion dans les corps paracardiaques, les corps allates et éventuellement les cellules péricardiales. J'insisterai également sur les dictyosomes écailleux de ces différents éléments, qui sont particulièrement nets.

Dans mes publications antérieures (1946) j'ai soulevé l'hypothèse de la nature neuro-sécrétrice ou neuricrine des corps paracardiaques. Mes recherches ultérieures paraissent la confirmer et c'est cette interprétation qui sera soutenue ici. Il m'a donc paru nécessaire, avant d'aborder l'étude cytologique propre de ces formations de rappeler l'état actuel de nos connaissances sur les glandes neuricrines et la neuricrinie en général.

1. La neuricrinie et la neuro-sécrétion.

La notion de *neuro-sécrétion* (Scharrer, 1930-1937) est venue compléter nos connaissances sur les glandes endocrines : des sécrétions hormonales peuvent se produire à partir de cellules incontestablement nerveuses. Elle

a été rapidement étendue à de nombreuses espèces, appartenant aux Vertébrés ou aux Invertébrés (Poissons, Gastéropodes, Némertes, etc ..). En ce qui concerne les Insectes, on connaît l'existence de neurones sécréteurs chez les Hyménoptères (Weyer, 1935; Scharrer, 1937) et chez les Lépidoptères (Day, 1940; Z. Perez, 1940). On a également trouvé mention dans les chapitres précédents du caractère neuro-sécréteur des cellules originelles des nerfs paracardiaques.

Un autre type possible de neuro-sécrétion a été signalé par Hanström (1943) dans les cellules gliales à noyau géant du *lobus dorsomedialis* de *Lygœus*. Ces cellules gliales à noyau géant existent d'ailleurs chez divers autres Insectes et j'espère pouvoir ultérieurement publier mes constatations à leur sujet.

Le terme de *neuricrinie* a été proposé en 1934 par Roussy et Mosinger pour désigner ces phénomènes de neurosécrétion dans les noyaux végétatifs de l'hypothalamus humain. Ces mêmes auteurs l'ont étendu ultérieurement à tous les processus sécréteurs d'origine nerveuse ou plutôt neuro-ectoblastique et ont envisagé ce phénomène dans le cadre de la transmission humorale des excitations nerveuses. Bien entendu on ne doit pas confondre neuricrinie et neurocrinie, cette dernière dénomination ayant été créée par Masson et Berger (1925) pour désigner la pénétration de sécrétions dans le tissu nerveux.

Chez l'Homme, Roussy et Mosinger (1941, 1946) distinguent divers groupes d'éléments neuricrines, qui sont résumés dans le tableau suivant :

I. Eléments qui possèdent à la fois le pouvoir neuricrine et d'autres fonctions tissulaires (On pourrait parler de *neuricrinie non spécialisée*) :
— névroglie,
— certains neurones qui conservent leur pouvoir habituel de conduction, et dans lesquels sécrétion et conduction sont des phénomènes connexes. La sécrétion n'est alors qu'une exagération de la transmission neuro-humorale.
II. Eléments spécialisés dans la fonction sécrétoire *(neuricrinie spécialisée)* : *glandes neuricrines.*
a) glandes neuricrines périphériques :
— médullo-surrénale,
— système chromaffine,
— formations glandulaires annexées au parasympathique ;
b) glandes neuricrines centrales :
— épendyme et organes épendymo-choroïdiens,
— organes épendymaires et hypendymocytaires (organes sous-commissural et paratrigonal),
— glandes physocytaires (épiphyse et neuro-hypophyse).

Les glandes physocytaires sont constituées par des cellules, intermédiaires entre la névroglie et les neurones, spécialisées dans le sens sécréteur (Rio-Hortega, 1932 ; Sans Ibanez, 1934).

Chez les Invertébrés, on connaît quelques exemples de glandes neuricrines, et il est probable qu'il en existe bien d'autres non encore connues. Ce sont l'organe X des Crustacés (Hanström, 1934) et, chez le Poulpe, la glande pédonculaire (Thore, 1936 ; Cazal et Bogoraze, 1944) et la glande épistellaire (Young, 1936 ; Cazal et Bogoraze, 1944).

Ainsi qu'il a été mentionné plus haut, la neuricrinie non spécialisée paraît exister chez les Insectes, soit dans la névroglie, soit dans les neu-

rones eux-mêmes. Seule la neuricrinie dans les cellules originelles des corps paracardiaques sera étudiée ici. Quant aux organes neuricrines proprement dits, ils semblent représentés par les corps paracardiaques.

2. Cytologie et signification des corps paracardiaques.

Les corps paracardiaques ont une structure extrêmement complexe, qui n'est encore élucidée que partiellement. Ils comprennent des fibres nerveuses parfois réunies en un « nerf basal », des cellules chromophobes probablement gliales, des cellules chromophiles à prolongements pseudopodiques, et enfin des « formations » chromophiles, filamenteuses ou renflées dont la nature prête à discussion.

La *paroi* des corps paracardiaques varie selon leur situation, selon qu'ils sont placés dans la paroi aortique ou qu'ils sont indépendants. Dans le premier cas leur paroi est celle de l'aorte. Du côté externe on trouve quelques cellules aplaties et parfois des fibres musculaires circulaires ; sur le vivant d'ailleurs on peut observer les mouvements rythmiques qui se prolongent au niveau des corps paracardiaques. Du côté interne quelques cellules endothéliales très aplaties forment une paroi qui paraît discontinue.

Les *cellules chromophobes* sont assez spéciales et mal connues. Seul leur noyau est apparent ; il est en général clair et vacuolaire contenant peu de chromatine. Deux types existent entre lesquels on observe tous les intermédiaires ; ils se différencient par la forme et la taille de leur noyau. Certaines ont un petit noyau absolument identique à celui des cellules gliales du cerveau ou des nerfs (voir par exemple les figures 116, 121, 126) ; il est allongé (4 à 7 μ de long), aplati et relativement riche en chromatine. Chez d'autres le noyau est très volumineux, vacuolaire, pâle, arrondi ; sa taille est plus grande (7 à 12 μ de diamètre), comparable à celle des noyaux des cellules chromophiles (voir les figures 43, 99, 112, 158, 159). Ces deux types d'éléments chromophobes peuvent coexister dans la même espèce.

Le cytoplasme des cellules chromophobes de l'un ou l'autre type est totalement invisible. Il ne se teinte ni par les techniques habituelles, ni par l'hématoxyline après fixation osmique, ni même par les imprégnations argentiques (méthodes de Rio-Hortega). On peut cependant le mettre en évidence indirectement dans certains cas : la figure 72 (dessin de droite) représente une lame fibro-gliale de Notonecte après imprégnation osmique. On observe nettement les dictyosomes des cellules chromophobes qui en garnissent le cytoplasme toujours invisible. D'après leur répartition on voit que ce cytoplasme est relativement abondant, mais on ne peut distinguer les limites cellulaires. Existent-elles ou ces éléments forment-ils un syncytium glial ? Il est difficile de le préciser. Cette même figure 72 montre également un processus que j'ai remarqué sur quelques préparations d'Insectes divers : une membrane osmiophile discontinue — ou continue mais d'épaisseur irrégulière — qui entoure les noyaux des cellu-

les chromophobes et à partir de laquelle paraissent se former les dictyosomes, ce qui semblerait confirmer les vues de Hirschler (1942).

Quoi qu'il en soit la forme générale du cytoplasme des cellules chromophobes reste encore à élucider.

La répartition des cellules chromophobes est, elle aussi, sujette à variations. Elles sont le plus souvent mélangées sans ordre aux cellules chromophiles. La proportion respective des deux éléments se modifie alors selon les espèces ; en général les chromophiles sont les plus nombreux.

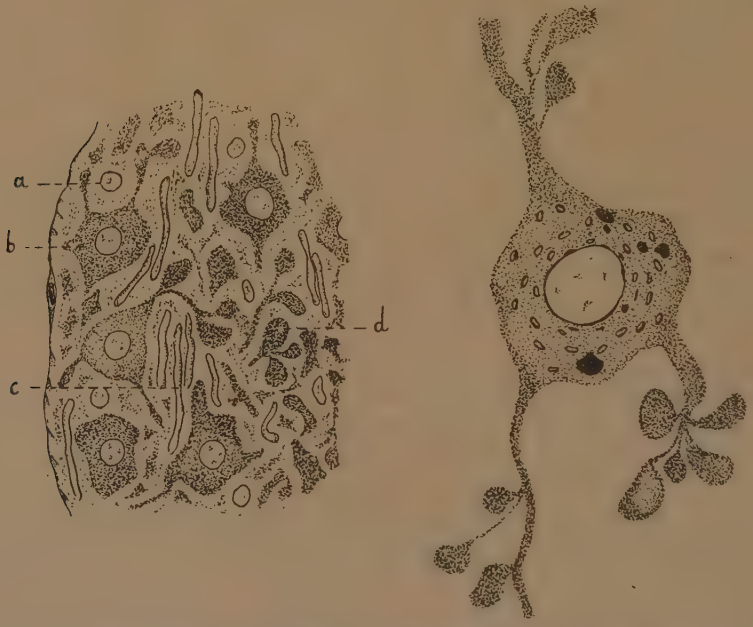


Fig. 157. — Représentation théorique et schématique d'un corps paracardiaque (à gauche) et d'une cellule chromophile imprégnée à l'osmium (à droite). *a* : noyau chromophobe ; *b* : cellule chromophile ; *c* : fibres nerveuses ; *d* : formations chromophiles.

Deux cas particuliers s'éloignent de ce type commun, celui des espèces à grandes cellules chromophiles, celui des Cryptocérates.

Chez les Trichoptères, les Lépidoptères et les Tipules, les corps paracardiaques sont latéralisés et ne contiennent que quelques cellules chromophiles, beaucoup plus grandes qu'à l'état normal. Ces dernières sont réunies en un amas de position excentrique (fig. 116, 122 et 134). Tout le reste du corps paracardiaque est alors constitué uniquement par une intrication de fibres nerveuses, de formations chromophiles et d'abondantes cellules chromophobes, qui sont alors à petit noyau.

Chez les Cryptocérates, ainsi qu'il a été mentionné au chapitre III, la partie postérieure de chaque corps paracardiaque, fusionnée avec son homologue et avec la paroi inférieure de l'aorte, est également formée par

un grand nombre de cellules chromophobes entre lesquelles sont des fibres nerveuses et des formations chromophiles (fig. 68 et 72) ; c'est la lame fibro-gliale.

Les *cellules chromophiles* des corps paracardiaques sont également très particulières. Elles sont bien apparentes grâce aux affinités tinctoriales de leur cytoplasme : éosinophilie, ponceauphilie ou fuchsinophilie après les fixateurs habituels, forte hématoxylinophilie après les fixateurs osmiés,

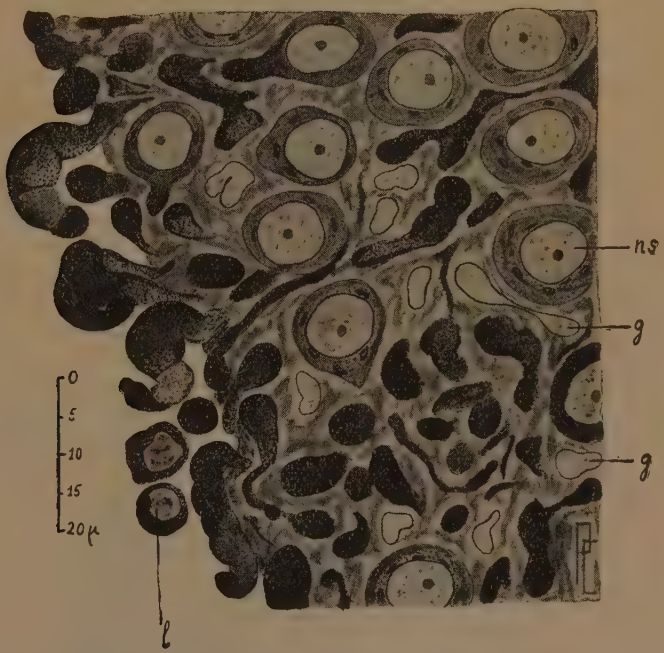


Fig. 158. — *Aeschna*, larve ; détails d'un corps paracardiaque (voir la figure 12) ; Champy-imprégnation osmique. Cellules chromophiles neuro-sécrétrices (*ns*) et cellules chromophobes gliales (*g*). Nombreux prolongements chromophiles dont certains font saillie dans la lumière de l'aorte (à gauche) en formant des boucles. Deux leucocytes (*l*).

osmiophilie enfin. Leur noyau est de grande taille (7 à 13 μ en moyenne), assez pâle, souvent vacuolaire et il contient, soit un ou deux nucléoles, soit plusieurs mottes chromatiques égales. Il se distingue assez bien du noyau des cellules ganglionnaires, plus grand, qui contient un nucléole et quelques blocs chromatiques plus pâles.

Le cytoplasme des cellules chromophiles est très caractéristique, non seulement par sa colorabilité, mais aussi par ses prolongements. Le cytoplasme périnucléaire (péricaryone), moyennement chromophile, est en général assez peu abondant ; sa forme est ovoïde ou polygonale et, de ses angles, partent des prolongements ; ceux-ci, au nombre de deux à quatre,

se ramifient très rapidement. Il est difficile de les suivre sur les coupes en raison de leur sinuosité et de leur intrication (fig. 12, 99, 112, 121, 141, 150, 159, 160, 161). Ils paraissent cependant très longs. Leur chromophilie est bien plus intense que celle du péricaryone. Par des imprégnations osmiques, ou même des colorations à l'hématoxyline, on peut voir certains de ces prolongements se terminer par un bouquet de ramifications, soit grêles et filiformes, soit renflées en massues (fig. 157, 159, 161). Ces renflements claviformes ont parfois tendance à se grouper sous la membrane d'enveloppe, tournées soit vers la lumière du vaisseau dorsal, soit vers l'extérieur.

Ces prolongements ont été nettement décrits et figurés chez *Carausius* par Pflugfelder (1937). Ils sont plus ou moins apparents selon les groupes et sujets à des variations. Chez les Cigales, les cellules chromophiles disposées le long du vaisseau dorsal (fig. 86) paraissent unipolaires, leur prolongement dirigé vers le vaisseau se fragmente en une riche arborisation. Chez les Odonates (fig. 12 et 153), les extrémités renflées font saillie dans la lumière de l'aorte. Elles sont bourrées de mitochondries et ont une forme générale en crochet ou en boucle.

Fig. 159. — *Tettigonia albifrons*; détails des cellules chromophiles après imprégnation osmique. Les noyaux nus appartiennent à des cellules chromophobes.

Dans l'ensemble des Ptérygotes, il existe deux types de corps paracardiaques, dont il a déjà été parlé précédemment : celui à cellules chromophiles petites (10 à 20 μ) et nombreuses, celui à grandes cellules chromophiles peu nombreuses (jusqu'à 50 μ). Le premier est le plus répandu, le second s'observe chez les Trichoptères, les Lépidoptères et certains Diptères (Tipules, Brachycères, Cyclorraphes).

Le cytoplasme des cellules chromophiles est riche en corps figurés : grains de sécrétion qui seront envisagés plus loin, mitochondries et dictyosomes. Les mitochondries sont abondantes, granuleuses, assez grosses, réparties d'une façon homogène et dense aussi bien dans le péricaryone que dans les prolongements; on en trouve jusque dans les renflements claviformes qui paraissent même en contenir davantage. Leur abondance contribue d'une façon importante à la chromophilie de ces cellules, mais ne la détermine pas entièrement : le fond même du cytoplasme est lui aussi chromophile.

Les dictyosomes se mettent facilement en évidence par les imprégnations osmiques. On les observe parfois après fixation osmique et coloration à l'hématoxyline. Du même type que ceux des cellules nerveuses, mais moins abondants, ce sont des dictyosomes annulaires ou en écailles, avec substance sombre externe et substance claire interne, de 1 à 2,5 μ de diamètre, situés

dans le péricaryone, plus rarement dans la racine des prolongements. On n'en trouve pas dans leurs extrémités ni dans les renflements claviformes distaux. Comme dans les cellules chromophobes, l'imprégnation osmique

Fig. 160. — *Notonecta* ; détails de la partie antérieure d'un corps paracardiaque. Cellules chromophiles et cellules chromophobes. Champy-hématoxyline.

met parfois nettement en évidence une fine membrane lipidique périnucléaire, qui présente quelques épaississements (fig. 157). Ces derniers paraissent constituer l'origine des dictyosomes.

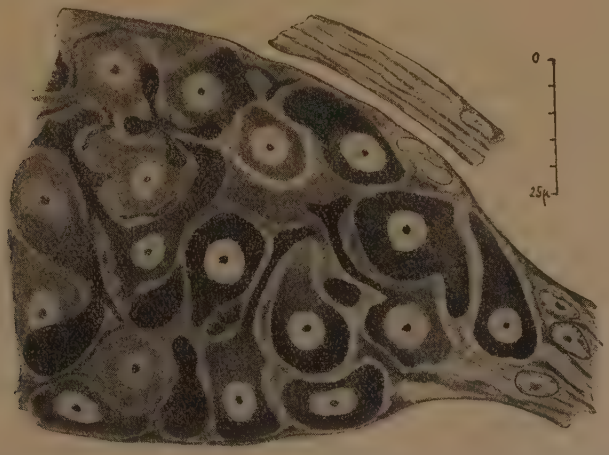


Fig. 161. — *Naucoris* ; détails de la partie antérieure d'un corps paracardiaque. Cellules chromophiles à prolongements pseudopodiques. Champy-hématoxyline.

Réparties entre les différents éléments cellulaires et les fibres nerveuses se trouvent les *formations chromophiles*. Leur structure est identique à

celle des prolongements étudiés précédemment : fond homogène chromophile sur lequel se détachent de nombreuses granulations d'aspect mitochondrial. Cette structure granulaire est très générale; seules quelques rares formations font exception et sont franchement homogènes.

Leur forme même est extrêmement diverse et irrégulière. Tantôt ce sont des filaments cylindriques, tantôt des filaments à renflements moniliformes, tantôt des masses sphériques, claviformes ou polylobées. Leur taille est également très variable : on observe tantôt des petits amas de 2 à 4 μ de diamètre, tantôt des masses importantes de 8 à 10 μ. Un seul caractère est en commun : leur chromophilie. Elle n'est d'ailleurs pas constante et varie selon les endroits : en général les formations arrondies ou claviformes sont plus foncées que les filaments.

On observe ces formations au voisinage des cellules chromophiles; elles se confondent alors avec leurs prolongements. Mais parfois elles sont situées beaucoup plus loin, soit dans les nerfs paracardiaques, soit dans des régions des corps paracardiaques dépourvues de cellules chromophiles (par exemple la lame fibro-gliale des Cryptocérates). S'agit-il alors de prolongements très longs des cellules chromophiles? C'est possible mais je ne peux en apporter une preuve formelle. S'agit-il de produits sécrétés sous forme de gouttelettes ou d'amas ainsi que l'avait admis de Lerma (1937) ? Il est possible que les deux interprétations soient exactes. On peut et on doit alors admettre une sécrétion méro-holocrine à partir des prolongements. Nous reviendrons plus loin sur ce phénomène.

Quelle est la *signification générale* des corps paracardiaques? Nous verrons plus loin que la chromophilie ne leur appartient pas en propre puisque les neurones dont les axones constituent les nerfs paracardiaques ont parfois la même propriété. Les cellules paracardiaques chromophiles qui, rappelons-le, ont la même origine embryonnaire que les neurones du ganglion hypocérébral, ont été interprétées par les uns comme des neurones véritables, par les autres comme des cellules sécrétrices. Elles sont morphologiquement identiques aux éléments neuricrines tels que les cellules épiphysaires, ou que les cellules de la glande pédonculaire du Poulpe ; péricaryone du type nerveux, mais axone remplacé par des prolongements ramifiés et sécrétants. Ce sont donc probablement des *neurones transformés dans le sens sécréteur*, qui ont perdu leur pouvoir conducteur, mais qui ont développé au maximum leurs propriétés sécrétrices.

3. Cytologie et signification des corps allates.

La structure des corps allates est beaucoup plus simple. Les éléments qui les constituent sont tous en effet du même type. Leur histogénèse est d'ailleurs mieux connue : ce sont des formations d'origine nettement ectodermique (Heymons, 1895-1897). Appendus aux nerfs allates, ils sont entourés par une gaine mésenchymateuse qui prolonge celle de ces nerfs (fig. 45), formée de cellules plates à noyau allongé, assez foncé et dont le cytoplasme est recouvert sur sa face externe d'une couche homogène prenant nettement le bleu d'aniline. Le hile du corps allate correspond au

point où pénètre le nerf, accompagné souvent d'un tronc trachéen qui se ramifie rapidement. Ce hile est plus ou moins marqué selon les groupes; il en existe parfois plusieurs (fig. 122). L'abondance des fibres nerveuses est elle aussi variable : lorsqu'elles existent en grand nombre, elles entraînent avec elles (fig. 116) de nombreux noyaux gliaux et parfois même des cellules chromophiles (cas des Cigales, fig. 84).

Dans le chapitre précédent, nous avons distingué quatre types de corps allates selon la forme et la disposition de leurs cellules parenchymateuses : pseudo-lymphoïde, parvo-cellulaire, magno-cellulaire et corps allates présentant des restes de leur origine (structure épithéliale plus ou moins nette). Le premier et le dernier paraissent les plus primitifs.

Prenons comme exemple le *type parvo-cellulaire* le plus répandu (Blattes, Mantes, Orthoptères, Dermaptères, Paranéoptères, nombreux Oligonéoptères, fig. 21, 44, 45, 68, 81, 84, 95, 98, 128, 134, 141, 149). Les cellules périphériques sont plus ou moins palissadiques; au centre elles sont tassées les unes contre les autres en ménageant parfois entre elles des lacunes variables, surtout développées dans les corps allates de grande taille (Cochenilles, fig. 95). Parfois existe une vaste lacune centrale formée simplement par la confluence des lacunes intercellulaires, et non limitée par un épithélium différencié. Les noyaux de ces cellules sont de taille moyenne (10 à 12 μ en général), ovoïdes ou un peu allongés, et contiennent de nombreux blocs chromatiques. Leur cytoplasme est bien limité, assez clair et raréfié. Le chondriome particulièrement riche, est formé de mitochondries soit granulaires (fig. 21), soit filamenteuses (fig. 44 et 149). Il existe 5 à 12 dictyosomes annulaires ou en écailles dispersés dans le cytoplasme (fig. 45).

Les mitoses dans les corps allates sont fréquentes, aussi bien chez les larves que chez les adultes. On ne les observe pas chez tous les individus examinés mais, quand elles existent, elles sont en grand nombre. Ce fait soulève l'hypothèse d'un cycle mitotique qui se déroulerait parallèlement à un cycle fonctionnel.

Chez les larves et les nymphes, ce cycle fonctionnel existe incontestablement; il est rythmé par les mues. Wigglesworth (1934-1936) décrit chez *Rhodnius* une « période critique » (les 7 jours qui suivent chaque repas) au cours de laquelle les cellules allates se gonflent et s'accroissent, et qui correspond à l'apparition de mitoses dans l'épiderme. Chez *Carausius*, Pflugfelder (1937) a observé pendant les 6 jours qui suivent la mue d'abondantes mitoses dans les corps allates. J'ai retrouvé ces mitoses chez de nombreuses larves, mais, ne les ayant pas élevées, je n'ai pu suivre leur rythme par rapport aux mues. Les mitoses se rencontrent aussi chez les adultes; leur cycle pourrait être alors superposable au cycle ovarien (mis en évidence par les travaux de Joly, 1945), mais je n'ai pu le vérifier.

Le *type magno-cellulaire* paraît être le plus évolué. Il est ébauché chez les Panorpes (fig. 128) et chez les Hyménoptères (fig. 153 et 156) dont les cellules allates sont assez grosses et moins nombreuses, mais s'observe surtout chez les Trichoptères (fig. 116), les Lépidoptères (fig. 122) et chez certains Diptères (fig. 151). Les cellules allates sont alors peu nombreuses (10 à 20 environ) et de grande taille par rapport à l'ensemble de l'organe.

Les noyaux sont très caractéristiques, surtout chez les Trichoptères et les Lépidoptères : de grande taille aussi, souvent lobés, ils contiennent de nombreux grains chromatiniens à répartition régulière. Dans ce cas également, mitochondries et dictyosomes se mettent nettement en évidence (fig. 116).

Les *types épithéliaux* sont au contraire nettement primitifs ; ils sont assez variables mais se caractérisent tous en ce qu'ils rappellent leur origine épithéliale par des caractères plus ou moins complexes. Chez les Embioptères les cellules allates sont allongées et disposées radiairement mais il n'existe pas de vacuole centrale (fig. 29). Chez les Termites (fig. 23),

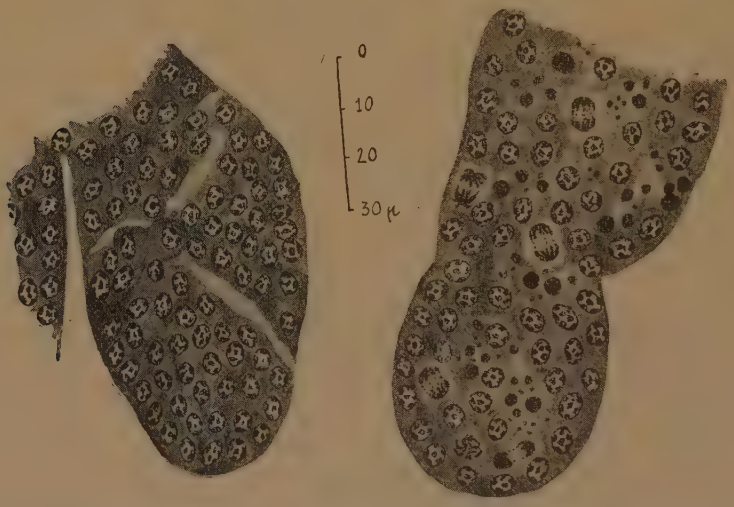


Fig. 162. — *Aeschna*, larve ; lobules de massifs ectodermiques intersegmentaires ; hématéine-éosine. A gauche : au repos. A droite : activité mitotique et caryoclasique chez un individu en instance de mue. Comparer l'aspect de ces massifs à celui du corps allate représenté sur la figure 13.

la disposition est la même mais les cellules ont subi une rotation qui les dispose en tourbillons. Chez l'Hydrophile (fig. 100) où ces cellules sont très nombreuses, elles ont encore conservé la disposition radiaire ; leur noyau est situé contre la paroi ou lui est uni par un long pied cytoplasmique. Chez les Psylles (fig. 92), les cellules allates sont disposées radiairement autour d'une cavité très étroite.

Le plus bel exemple de cette structure épithéliale est donné par les Phasmes où les corps allates sont de véritables vésicules closes (fig. 36 et 37) bordées par un épithélium net et contenant plusieurs couches de lamelles concentriques. Dans le corps allate unique des Psoques, il existe trois formations analogues, à lamelles concentriques, autour desquelles sont appliquées les cellules allates (fig. 55).

Enfin le *type pseudo-lymphoïde* est très particulier ; il s'observe chez les

Ptérygotes inférieurs (Ephémères, Odonates). Les corps allates sont formés de petites cellules à cytoplasme réduit, tassées les unes contre les autres (fig. 8 et 13), et prenant assez fortement les colorants. L'aspect général est celui du tissu lymphoïde des Vertébrés. Leur noyau est de petite taille (7 à 9 μ), arrondi ou ovalaire. Le cytoplasme est peu abondant, légèrement basophile. Il est difficile d'y mettre en évidence des produits de sécrétion ou des phénomènes sécréteurs. Les mitochondries sont peu abondantes. Les dictyosomes sont très fins, de petite taille, et toujours mal imprégnés. Chez certains individus, on observe dans les corps allates quelques mitoses.

Dans la partie postérieure de la tête des Odonates j'ai signalé (1947) une paire d'amas cellulaires en continuité avec des invaginations épidermiques et dont la structure est identique à celle des corps allates ; petites cellules tassées les unes contre les autres, à cytoplasme réduit et à noyau foncé (fig. 162). Aux points de contact avec l'épiderme, on observe toutes les formes de transition entre les éléments et les cellules épidermiques. On remarque souvent dans ces massifs ectodermiques des figures de mitose ou de destruction nucléaire (pycnose ou caryorrhexie), qui paraissent contemporaines des phénomènes qui précèdent la mue, et même survenir un peu avant les mitoses épidermiques. Mais cette « crise cinétique » existe aussi chez les adultes. J'ai soulevé l'hypothèse du rôle de ces massifs ectodermiques dans le métabolisme des nucléoprotéides, rôle identique à celui du thymus chez les Vertébrés.

Or, si l'on se réfère aux travaux sur le développement embryologique des corps allates, on apprend que ceux-ci proviennent d'invaginations ectodermiques entre le cinquième et le sixième segment céphalique (mandibulaire et maxillaire). Cette origine permet un rapprochement immédiat avec les massifs ectodermiques, rapprochement fondé aussi sur l'identité de structure : les corps allates semblent correspondre à une paire antérieure de massifs ectodermiques qui se serait détachée de ses connexions épidermiques et mise secondairement en relation avec le système aortique. En faveur de cette interprétation plaide encore ce que nous savons sur le rôle des corps allates dans le déterminisme des mues.

4. Les nerfs paracardiaques.

Les nerfs paracardiaques proviennent de neurones particulièrement intéressants, situés dans le protocérébrum et dont certains, ainsi que nous le verrons plus loin, sont l'équivalent des organes frontaux pairs que l'on observe chez les Crustacés et chez quelques Aptérygotes. Ces neurones constituent deux paires de noyaux : noyaux internes de la *pars intercerebralis*, donnant les nerfs paracardiaques internes, noyaux externes situés latéralement, donnant les nerfs externes. Dans certains groupes, ils sont peu différenciés et sont absolument semblables aux cellules nerveuses banales. Dans d'autres, ils sont de grande taille, du type plasmatique, avec cytoplasme abondant. Dans d'autres enfin, et ce sont les plus dignes

d'intérêt, ils présentent une sécrétion analogue à celle des corps paracardiaques.

La figure 101 représente des neurones d'un groupe interne avec imprégnation osmique, chez l'Hydrophile. On voit qu'ils présentent tous les caractères des neurones plasmatiques : cytoplasme abondant unipolaire, axone de grande taille, très nombreux dictyosomes annulaires ou en écailles.

La sécrétion chromophile est particulièrement nette chez les Phasmes (fig. 39), les Panorpes (fig. 125), surtout les Tipules (fig. 135) et les Taons (fig. 142). Sur des colorations à l'hématoxyline ces neurones sécréteurs ont un cytoplasme très foncé, sans que l'on puisse y déceler rien de plus que dans les neurones plasmatiques banaux. De même après une coloration triple hématoxyline-ponceau-bleu d'aniline, le cytoplasme prend une belle teinte orangée qui tranche nettement sur les cellules environnantes et se trouve absolument superposable à celle des cellules chromophiles paracardiaques. Les mitochondries et les dictyosomes sont identiques à ce que l'on observe dans les neurones plasmatiques banaux. La sécrétion se fait donc d'une manière diffuse dans le cytoplasme.

On observe cependant dans les axones, non plus une teinte diffuse, mais des gouttelettes très nettes du produit de sécrétion. Elles sont assez nombreuses dans la partie toute proximale de l'axone. Tout le long du trajet intracérébral, ces gouttelettes sont rares, mais se trouvent aussi en dehors des axones, dans le parenchyme environnant.

Dans le trajet extracérébral des nerfs paracardiaques, ces produits de sécrétion sont rares, sauf tout à fait à proximité des corps paracardiaques. Ils sont là parfois particulièrement abondants (cas des Forficules, fig. 51, et des Eristales, fig. 150). On peut alors se demander s'il s'agit de la sécrétion des neurones intracérébraux ou des corps paracardiaques eux-mêmes.

5. Processus généraux de sécrétion.

La sécrétion des glandes endocrines rétrocérébrales est relativement facile à mettre en évidence, soit par la coloration triple de Masson, soit surtout par l'hématoxyline après fixation osmiée.

Dans des *corps paracardiaques*, la sécrétion se fait dans les cellules chromophiles d'une façon diffuse ; la réaction tinctoriale est homogène dans toute la cellule ; parfois cependant on voit apparaître dans son cytoplasme des boules chromophiles (fig. 106 par exemple). Le processus sécréteur diffus est particulièrement intense dans les prolongements des cellules chromophiles et surtout dans leurs parties distales. D'après l'aspect des formations chromophiles il semble que certaines sont en relation avec les prolongements pseudopodiques et que d'autres sont libres. Il s'agirait alors, ainsi qu'il a été mentionné plus haut, d'une *sécrétion mérocrine* comme on en voit des exemples ailleurs : avec Bogoraze (1946) nous avons décrit un phénomène analogue dans les cellules neuro-sécrétrices des glandes épistellaires du Poulpe.

Le produit sécrété est parfois nettement reconnaissable dans les espaces

intercellulaires (fig. 111). Chez les Blattes on l'observe dans les corps paracardiaques et il diffuse dans les anastomoses paracardio-sympathiques (fig. 16).

La destinée de la sécrétion est difficile à préciser. Dans certains cas son passage dans l'aorte est assez net, soit sous forme de gouttelettes intercellulaires, soit directement par des prolongements en contact direct avec l'aorte (cas des Odonates). Mais en général elle paraît diffuser dans tout le milieu interstitiel.

La sécrétion des *corps allates* présente les mêmes caractères tinctoriaux que celle des corps paracardiaques. Son origine est cependant différente. Les colorations à l'hématoxyline après fixation osmique montrent remar-

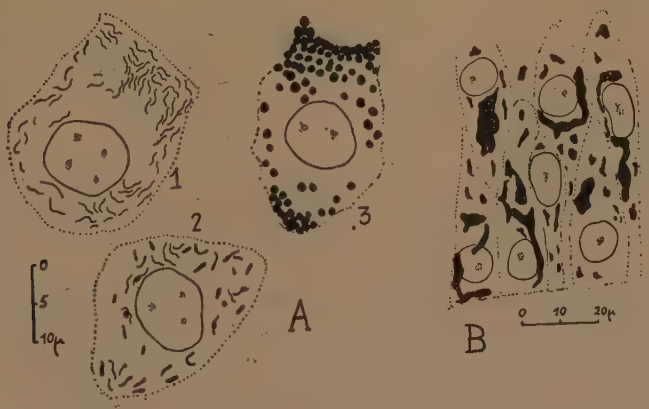


Fig. 163. — *Metrioptera*, adulte ; sécrétion des corps allates. *A* : stades initiaux (Champy-hématoxyline) : *1* : mitochondries dans une cellule périphérique ; *2* : formation de grains de sécrétion par transformation des mitochondries ou au contact de ces dernières ; *3* : le cytoplasme ne contient que des boules chromophiles et on ne distingue plus de mitochondries (aspect d'une cellule centrale) ; *B* : stade terminal de la sécrétion, les cellules sont bourrées de produit osmiophile (Champy, imprégnation osmique).

quablement le processus sécréteur qui paraît en général débuter au centre du corps allate : les stades de la sécrétion sont toujours plus avancés au centre qu'à la périphérie (voir les fig. 21, 44 et 149).

Les cellules périphériques des corps allates contiennent d'abondantes mitochondries, soit du type granulaire (fig. 21), soit du type filamenteux ; dans ce dernier cas elles peuvent êtres fines et longues (fig. 44 et 163) ou plus épaisses (fig. 149 et 164). Un peu plus profondément la sécrétion s'amorce : on voit apparaître des boules hématoxylinophiles, soit autour des mitochondries granuleuses, soit aux deux extrémités des mitochondries filamenteuses (fig. 164), soit enfin dans la concavité de ces dernières (fig. 163). Si l'on examine des cellules situées plus au centre, on les voit alors bourrées de boules hématoxylinophiles (fig. 163, 164).

A un stade plus avancé du cycle sécréteur, toutes les cellules allates sont

remplies de sécrétion disposée en boules (fig. 151) ou en amas irréguliers (fig. 163, B). Il est à noter que la sécrétion d'abord uniquement hématoxylinophile, devient peu à peu osmiophile (cas de la fig. 163, B).

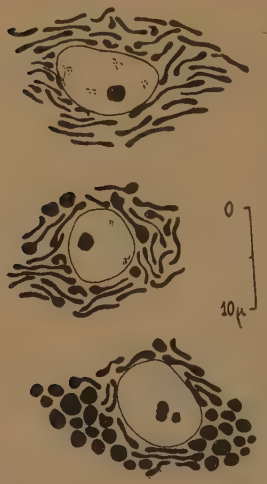


Fig. 164. — *Eristalis*, larve ; phases de la sécrétion dans le corps allate ; Champy-hématoxyline. Les grains sécrétés apparaissent aux deux extrémités des mitochondries.

On observe parfois le passage de la sécrétion dans les espaces intercellulaires (fig. 125). Il semble qu'ultérieurement elle diffuse dans le milieu intérieur sans adopter de voie particulière. Parfois cependant, si le corps allate est en contact étroit avec l'aorte, elle peut se répandre dans celle-ci à travers des cellules spécialisées de la paroi vasculaire (« Durchlasszellen » décrites chez *Carausius* par Pflugfelder en 1937).

Il m'a semblé pendant longtemps que les *cellules péricardiales* n'avaient aucun signe d'activité sécrétrice. Les imprégnations osmiques, tout comme les colorations à l'hématoxyline, montraient simplement un cytoplasme très clair plus ou moins réticulé (fig. 165, à gauche). C'est incidemment, en utilisant dans un autre but — avec résultat négatif d'ailleurs — la méthode de Champy (1913) à l'osmium-iodure, que j'ai pu mettre en évidence dans les cellules péricardiales des Cyclorraphes une riche sécrétion. Ainsi qu'on l'a vu plus haut, ces cellules péricardiales constituent, chez les larves et les pupes des Cyclor-

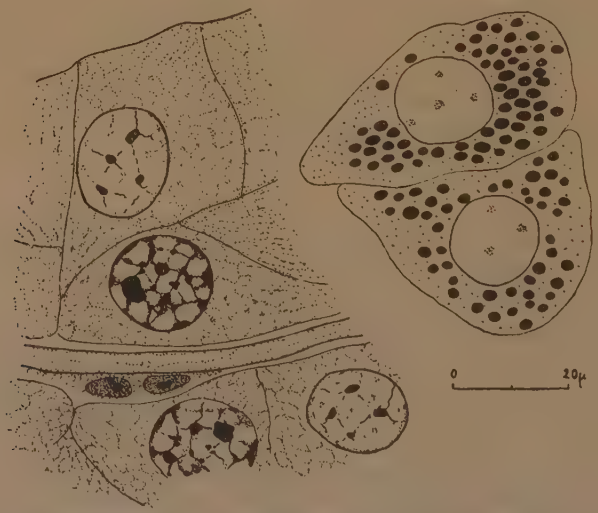


Fig. 165. — *Eristalis*, larve ; détails des cellules péricardiales de la glande annulaire. A gauche (Champy-hématoxyline) : aspect réticulé et pâle du cytoplasme ; entre les cellules péricardiales se voit une fibre du nerf allate. A droite (imprégnation à l'osmium-iodure) : le cytoplasme contient de nombreuses boules sécrétées nettement mises en évidence.

raphes, la majeure partie de l'anneau de Weissmann (ou glande annulaire). L'imprégnation à l'osmium-iodure montre dans ces cellules de nombreuses boules brunâtres (fig. 165, à droite). Bien entendu ces produits ne sont pas imprégnés par le seul osmium ; il ne s'agit donc pas de lipides, mais bien de substances uniquement mises en évidence par l'osmium-iodure. Je n'ai pu par ailleurs en trouver l'origine, et n'ai observé ni les mitochondries ni les dictyosomes des cellules péricardiales.

Quelle est la nature de cette sécrétion osmio-iodurophile ? Si l'on se reporte aux travaux de R. et C. Coujard (1942-1943), il semble que cette réaction soit à peu près spécifique de composés phénoliques particuliers, peut-être voisins de l'adrénaline.

Cette constatation confirme donc la nature endocrine des cellules péricardiales, au moins chez les Cyclorraphes, déjà suspectée en raison de leur disposition constante au contact du système endocrinien céphalique. Mais il ne s'agit probablement là que d'une acquisition secondaire, les cellules péricardiales n'étant à l'origine que des éléments mésenchymateux néphrocytaires.

6. Différences histologiques des glandes rétrocérébrales selon l'âge, le sexe ou la caste.

Il est intéressant de noter les variations que peuvent présenter les glandes rétrocérébrales, en rapport avec l'étape du développement, l'activité fonctionnelle, le sexe ou la caste de l'individu.

Je n'insisterai pas sur les différences de forme générale que l'on observe entre les larves et les adultes surtout chez les Holométaboles. Elles n'ont aucune signification physiologique. C'est par exemple le cas des corps paracardiaques du *Palpares* dont la forme est bien différente chez la larve et l'imago (voir les fig. 108 et 109). Chez les Puces les glandes larvaires sont d'un type habituel, avec d'assez longs nerfs allates (voir la figure donnée par Sharif, 1937) alors qu'elles sont très concentrées chez l'imago (fig. 129). Chez les Cyclorraphes également, l'aspect général change ainsi que la situation, le corps allate étant au contact du cerveau chez la larve, dans le prothorax chez l'imago.

Plus intéressantes sont les importantes modifications que l'on observe parfois et qui signent un fonctionnement plus intense à une certaine étape du développement. Les corps allates sont toujours bien développés à tous les stades. Par contre, les corps paracardiaques sont parfois très réduits chez les larves ; la différence est très nette chez les Odonates, les Nématocères et les Coléoptères dont les larves, surtout jeunes, ont des corps paracardiaques presque inexistants alors qu'ils sont bien développés chez les nymphes et les adultes. Mais cette réduction larvaire n'est pas constante.

De même il y a lieu de rappeler ici le développement important des cellules péricardiales au stade larvaire et nymphal (Phasmes, Diptères surtout) alors que les adultes n'en possèdent que peu ou pas.

Les corps allates présentent des modifications de taille selon l'état fonctionnel de l'individu. E. Thomsen (1942) a pu montrer un accroissement

important chez la femelle de *Calliphora*, en relation avec son développement sexuel : la taille relative des corps allates d'une mouche éclose depuis 6 à 8 jours est 3 à 4 fois plus grande que celle d'une mouche nouvellement éclose.

Des modifications identiques ont été constatées dans différents groupes, en particulier lorsque les femelles sont particulièrement fécondes. L'augmentation de volume est considérable chez les reines des Termites (Holmgren 1909, Strindberg 1913, Pflugfelder 1938) : le volume des corps allates est multiplié par 3 ou 4, ainsi que celui des noyaux allates. Il en est de même chez les Cochenilles (Pflugfelder 1936) où les corps allates deviennent énormes pendant la ponte (voir les fig. 93 et 95). Chez les Termites, l'hypertrophie atteint aussi les corps paracardiaques.

Non moins intéressantes sont les variations selon les sexes et les castes, variations qui portent surtout sur les corps allates. Chez les Termites, Pflugfelder (1938), qui a étudié cette question de très près, a montré que le volume des corps allates, parallèle à celui des noyaux allates, est plus grand chez les femelles — même jeunes — que chez les mâles ou les soldats, et plus grand chez ces derniers que chez les ouvriers.

Une étude analogue a été faite par Schrader (1938) chez le lépidoptère *Ephestia*, mais ses constatations sont inverses : la taille des corps allates est plus considérable chez les mâles (100 μ environ de diamètre moyen) que chez les femelles (50 μ environ). La taille des noyaux suit les mêmes variations car leur nombre est sensiblement égal dans les deux sexes.

Chez l'Abeille, Hanström (1942) a constaté le grand développement des corps allates des femelles, alors qu'ils sont réduits chez les mâles et de taille moyenne chez les ouvrières. J'ai pu faire des constatations analogues chez la fourmi *Aphænogaster*.

CHAPITRE XIII

LES ORIGINES : GLANDES RÉTROCÉRÉBRALES DES APTÉRYGOTES

Les chapitres précédents se sont bornés à la seule étude des Ptérygotes. Il m'a paru en effet plus facile pour les lecteurs d'aborder d'emblée l'étude des groupes où ces glandes sont bien développées, plutôt que de commencer par les Aptérygotes où elles sont à peine ébauchées, ou remplacées par des organes qui n'ont d'équivalent que chez les Crustacés. Après les avoir étudiées de façon ascendante des Paléoptères aux Néoptères supérieurs, nous allons maintenant les envisager chez les Aptérygotes en descendant l'échelle phylogénique, en passant du type qui se rapproche le plus des Paléoptères pour terminer au type qui se rapproche le plus des Crustacés.

Parmi les Aptérygotes, ceux qui possèdent les glandes rétrocérébrales les mieux développées sont incontestablement les *Japygidæ*, malgré leur caractère endotrophe. Les *Campodeidæ* paraissent des formes secondairement régressées. Nous commencerons donc par l'étude des Diploures, qui sera suivie de celle des Thysanoures ectotrophes, puis de celle des Collemboles.

1. Diploures.

Grassi a observé et figuré en 1889, en arrière du cerveau des *Japyx*, deux petits « ganglions œsophagiens » ou « gangli periesofagi », reliés chacun au cerveau par un nerf.

Holmgren (1916) décrivant le système sympathique des *Japyx* parle d'un petit ganglion situé dans le nerf récurrent « in der Höhe der *Corpora allata* (oder subœsophagealkörper ?) ». Il aurait donc revu les « ganglions œsophagiens » de Grassi et les aurait interprétés comme corps allates ; mais il ne donne aucun détail.

Hanström reprend cette étude en 1940. Il retrouve — ou croit retrouver — les formations observées par Grassi et mentionnées par Holmgren et les décrit nettement : organes ovales contenant de nombreuses petites cellules bien différentes des cellules ganglionnaires. Ils sont situés dans la partie antérieure du prothorax. Hanström ne retrouve pas leurs nerfs. D'après leur structure et leur position, il les assimile à des *corpora cardiaca* ou *allata*, plutôt aux premiers en raison de leur existence déjà reconnue par lui chez d'autres Aptérygotes *(Lepismatidæ)*.

J'ai repris cette étude chez plusieurs exemplaires de *Japyx* sp. provenant des environs de Montpellier. Les coupes sériées de leurs têtes m'ont montré en réalité deux paires de formations bien différentes.

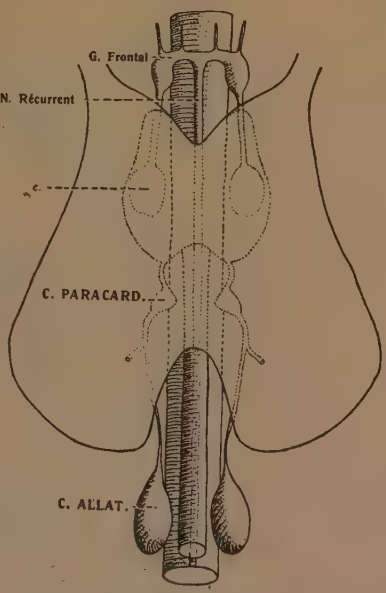


Fig. 166. — *Japyx* sp. ; schéma général, vue supérieure. On voit les corps paracardiaques reliés par leur nerf à la partie inférieure du cerveau dont la coupe horizontale est figurée en pointillé. Est également figurée en pointillé la coupe des connectifs (*c*) au niveau où se détachent les nerfs labio-frontaux.

Dans la tête (fig. 166, 167 et 168), immédiatement au-dessous des lobes nuquaux, et reliées au cerveau par une paire de nerfs courts et trapus, se trouvent deux petites masses de 20 × 25 μ, irrégulièrement ovales et terminées en crochet à leur extrémité postérieure. Les nerfs qui les relient au cerveau sont tellement nets qu'il s'agit probablement des « ganglions » décrits par Grassi (1889). Leur constitution paraît au début assez déroutante. On y observe (fig. 170 à gauche) une dizaine de petits noyaux périphériques allongés, mesurant dans leur grand axe 3 ou 4 μ et qui ressemblent nettement aux petits noyaux gliaux que l'on voit couramment dans les nerfs. En outre dans chacun de ces organes existe un seul gros noyau bien différent des précédents, régulière-

ment arrondi, mesurant 6 à 7 μ de diamètre, clair, et contenant un gros nucléole. Il est en général situé près de l'extrémité antérieure du corpuscule.

La partie centrale est formée par une substance hétérogène comportant des plages sombres de dimension variable anastomosées entre elles, et des plages plus claires d'aspect pseudo-vacuolaire. La substance sombre est plus abondante et plus dense autour du gros noyau. Cet aspect est tout à fait celui que l'on observe dans les corps paracardiaques des Ptérygotes :

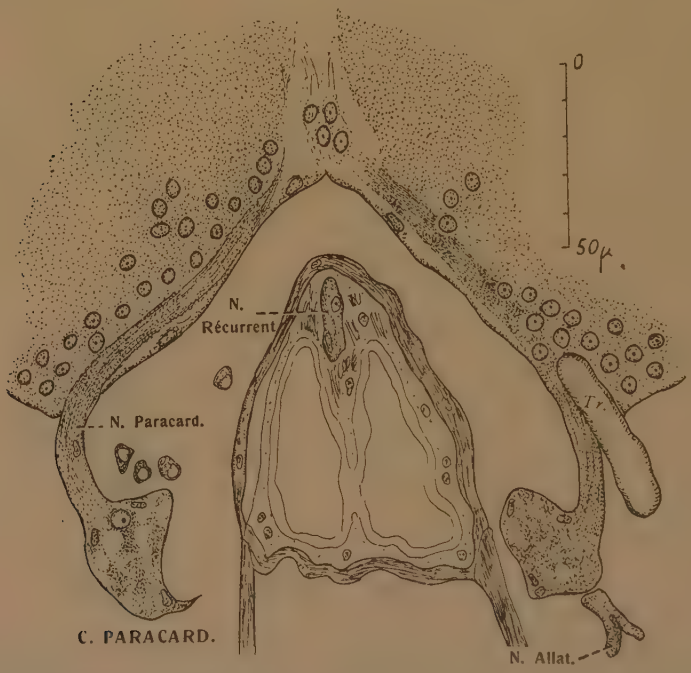


Fig. 167. — *Japyx;* coupe horizontale passant par les corps paracardiaques et leurs nerfs ; hématéine-éosine. Remarquer le trajet intracérébral des nerfs paracardiaques, identique à celui des nerfs paracardiaques internes des Ptérygotes. *Tr.* : trachée.

les plages sombres anastomosées correspondent aux prolongements des cellules paracardiaques. Je n'ai pu malheureusement utiliser les méthodes spécifiques chez les *Japyx*, la fixation osmiée nécessitant une dissection préalable difficile chez ces petits animaux, et mon matériel n'a été étudié qu'avec les colorations courantes (hématéine-éosine, trichrome de Masson) sur des fixations au Bouin cuprique sublimé alcoolique. Cependant l'aspect est tellement caractéristique que je peux affirmer l'identité de ces formations et des corps paracardiaques des Aptérygotes. Il s'agit donc de *corps paracardiaques très réduits ne contenant chacun qu'une seule cellule pseudopodique* entourée de plusieurs cellules gliales. Ils sont reliés au cer-

veau par des nerfs paracardiaques très nets dont le début du trajet intra-cérébral paraît correspondre à celui de nerfs paracardiaques internes. Les nerfs et les corps paracardiaques sont indépendants de l'aorte.

De l'angle postéro-externe des corps paracardiaques part un nerf d'abord assez épais qui se dirige vers l'arrière parallèlement au tube digestif. Sous les lobes nuquaux, il se bifurque. Le rameau externe va se perdre dans la

Fig. 168. — *Japyx ;* coupe transversale passant par les corps paracardiaques, à un grossissement faible (en haut) et fort (en bas) ; hématéine-éosine.

région latérale de la tête. Le rameau interne continue la direction générale du nerf vers l'arrière. Il est situé alors entre des troncs trachéens, et on a ainsi de grandes difficultés pour le suivre. Sur certaines coupes seulement on s'aperçoit qu'il va se jeter dans les formations dont la description suit.

A la jonction de la tête et du prothorax (fig. 166 et 169) et situés aux deux tiers dans ce dernier, se trouvent deux organes de taille beaucoup plus grande (70 sur 35 µ), ovoïdes, leur grand axe allongé dans le sens antéro-postérieur et situés de part et d'autre de l'aorte sans être cependant en contact avec celle-ci. Ces organes correspondent nettement à ceux qu'a

décrits Hanström (1940). Ils sont constitués (fig. 170, à droite) par un grand nombre de cellules entre lesquelles se trouvent des espaces irréguliers plus ou moins vides. Le cytoplasme des cellules périphériques se dispose en fines travées perpendiculaires à l'enveloppe. Ce cytoplasme finement granuleux ne contient aucune enclave. Les noyaux sont ovoïdes, mesurent environ 4 μ sur 3 μ et contiennent un ou deux nucléoles nets. Adhérant au pôle antérieur de l'organe par où pénètre le nerf venant du corps paracar-

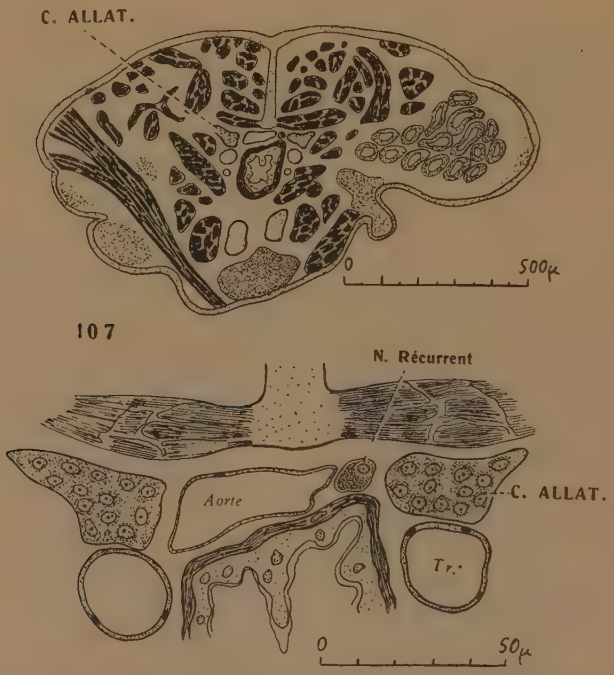


Fig. 169. — *Japyx ;* coupe transversale passant au niveau des corps allates et faisant partie de la même série que la coupe de la figure précédente ; hématéine-éosine. Grossissement faible (en haut) et fort (en bas).

diaque, se trouvent quelques cellules péricardiales réunies en amas. On ne voit évidemment ni cavité centrale, ni conduit excréteur. Ce sont des organes parfaitement clos. *Ils sont en tous points semblables aux corps allates des Ptérygotes.*

En définitive, le système endocrinien rétrocérébral du *Japyx* possède les caractéristiques suivantes :

— *une paire de nerfs paracardiaques* dont le trajet est libre, indépendant des parois aortiques,

— *une paire de corps paracardiaques* bien séparés l'un de l'autre, indépendants de l'aorte, constitués chacun par quelques cellules gliales et une seule cellule pseudopodique chromophile,

— *une paire de nerfs allates* issue des corps paracardiaques, longs et donnant chacun une collatérale se perdant dans la partie latéro-externe de la tête ainsi que cela se voit fréquemment chez divers Insectes,

— *une paire de corps allates* d'assez grande taille, situés aux deux tiers dans le prothorax et formés par un grand nombre de cellules toutes du même type.

Si l'on compare cette description à celle des auteurs antérieurs, on voit que très probablement Grassi avait observé les corps et les nerfs paracardiaques et avait décrit les premiers sous le nom de « ganglions œsopha-

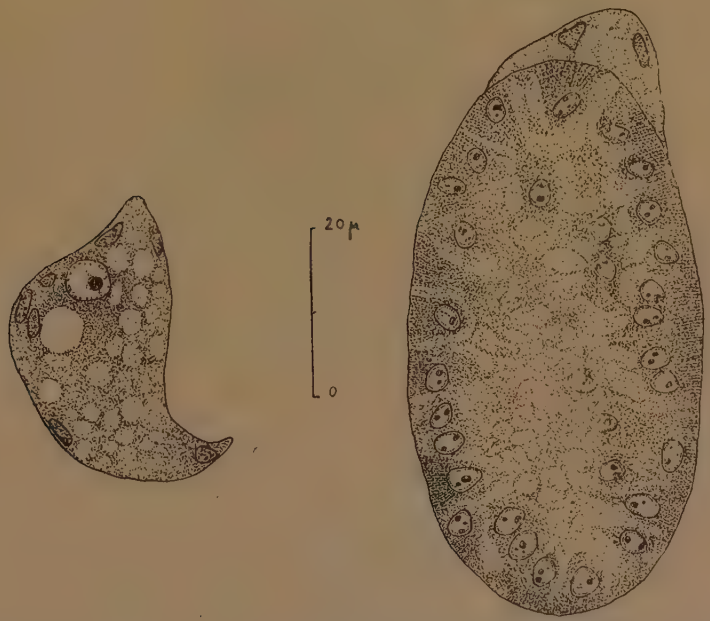


Fig. 170. — *Japyx ;* détails d'un corps paracardiaque (à gauche) et d'un corps allate (à droite) ; hématéine-éosine. Remarquer l'unique grande cellule chromophile du corps paracardiaque. La partie antérieure du corps allate est coiffée par quelques cellules péricardiales.

giens ». Hanström a certainement vu et décrit les corps allates, mais les a interprétés comme *corpora cardiaca*. Quant à Holmgren, il est difficile de dire laquelle des deux formations il a observée.

Les choses sont bien plus simples chez les *Campodeidæ*. Ni Holmgrem (1916), ni Hanström (1940-1942) qui ont étudié leur cerveau, ne signalent de glandes — ou de ganglions — rétro-cérébraux. Cependant Hanström ne peut affirmer leur absence en raison de la petitesse de ces animaux.

J'ai moi-même cherché ces organes chez des *Campodea* sp. récoltés abondamment à Banyuls-sur-Mer et n'ai trouvé que peu de chose : dans la partie postérieure de la tête, au contact d'une masse latérale de tubes glandulaires (fig. 171), se trouvent deux petites formations vaguement globu-

leuses (20 μ de diamètre), composées de 8 à 9 cellules. Leur structure pleine, sans cavité centrale visible, rappelle celle des corps allates. Ces organites sont simplement au contact des tubes glandulaires mais ne leur sont reliés par aucune formation. Elles paraissent absolument indépendantes. Aucun nerf ne semble les relier au cerveau. Peut-être s'agit-il là de corps allates rudimentaires, non fonctionnels ?

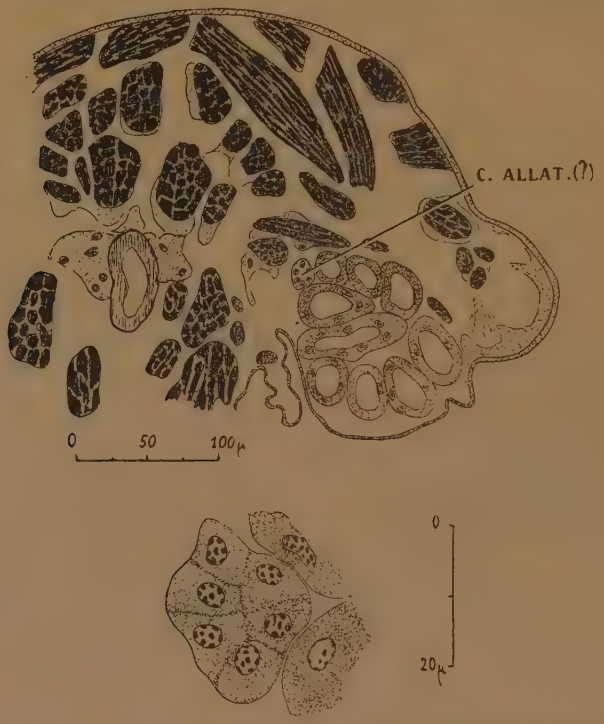


Fig. 171. — *Campodea ;* coupe transversale postérieure de la tête ; hématéine-éosine. Accolée à des tubes glandulaires, se trouve une formation pleine, qui peut être un résidu de corps allate. Elle est représentée en bas à un plus fort grossissement.

Quant aux corps paracardiaques, après avoir étudié plusieurs séries de coupes, il me paraît possible d'affirmer leur absence chez *Campodea*.

On observe donc chez les Diploures un groupe, les *Japygidæ*, où les glandes rétrocérébrales sont très évoluées, les plus évoluées de tous les Aptérygotes, et un autre groupe, les *Campodeidæ*, où elles ont fortement régressé.

Il est difficile de comparer le système endocrinien du *Japyx* à celui des Ptérygotes, même des Ptérygotes inférieurs comme les Odonates et les Ephémères. En effet :

1° Les corps paracardiaques du *Japyx* sont très réduits et sans relation

avec l'aorte, deux caractères que l'on voit chez des Néoptères régressés comme les Mallophages, les Poux et les Thysanoptères ; chez les Poux par exemple, les corps paracardiaques n'ont que trois cellules nobles. Par contre les Paléoptères ont des corps paracardiaques bien développés et situés dans la paroi aortique.

2° Les corps allates du *Japyx* sont bien développés et ressemblent beaucoup comme structure à ceux des Ephémères et des Odonates. Par contre leur situation est bien différente puisqu'ils sont situés dans le prothorax alors que, dans ces deux derniers groupes, ils se trouvent très en avant tout contre les connectifs péri-œsophagiens.

Le complexe rétro-cérébral, compte tenu d'autres caractères primitifs comme l'existence d'un nerf œsophagien impair, se présente donc comme celui d'un Ptérygote inférieur secondairement régressé. Il est cependant difficile d'admettre que les *Japyx* dérivent des Ptérygotes. Je penserais plutôt que le groupe des Diploures dérive par régression d'une souche très évoluée d'Aptérygotes, peut-être celle dont les Paléoptères sont eux-mêmes dérivés. Dans ce groupe des Diploures les moins régressés du point de vue endocrinien sont les *Japygidæ*. Alors que chez les *Campodeidæ*, corps et nerfs paracardiaques ont disparu et il ne persiste plus qu'un minime reliquat de corps allates.

2. Thysanoures ectotrophes : Lepismatidæ.

C'est Hanström (1940) qui a découvert les *corpora cardiaca* des *Lepismatidæ*. Ce sont deux petites masses, appendues aux parties latérales de l'aorte, et placées très près du cerveau, immédiatement au-dessous des

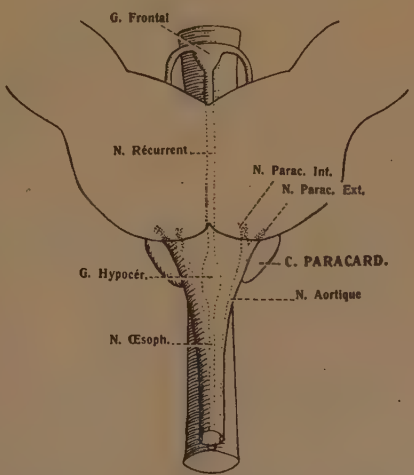


Fig. 172. — *Thermobia;* schéma général, vue supérieure. Les corps paracardiaques allongés sont situés au-dessous des nerfs paracardiaques, de part et d'autre de l'aorte.

corpora pedonculata. Ils sont constitués par de grandes cellules plasmatiques à noyau périphérique. Leur taille est petite chez *Lepisma* et *Ctenolepisma*, plus grande chez *Thermobia*. Hanström n'a pas observé de *cor-*

pora cardiaca chez *Atelura*. Ces glandes sont innervées par une paire de nerfs correspondant aux *nervi corporis cardiaci I* (nerfs paracardiaques internes) qui proviennent, après avoir décrit leur trajet caractéristique dans le cerveau, de cellules extérieures à ce dernier mais situées au voisinage de la *pars intercerebralis*, et constituant les organes frontaux pairs.

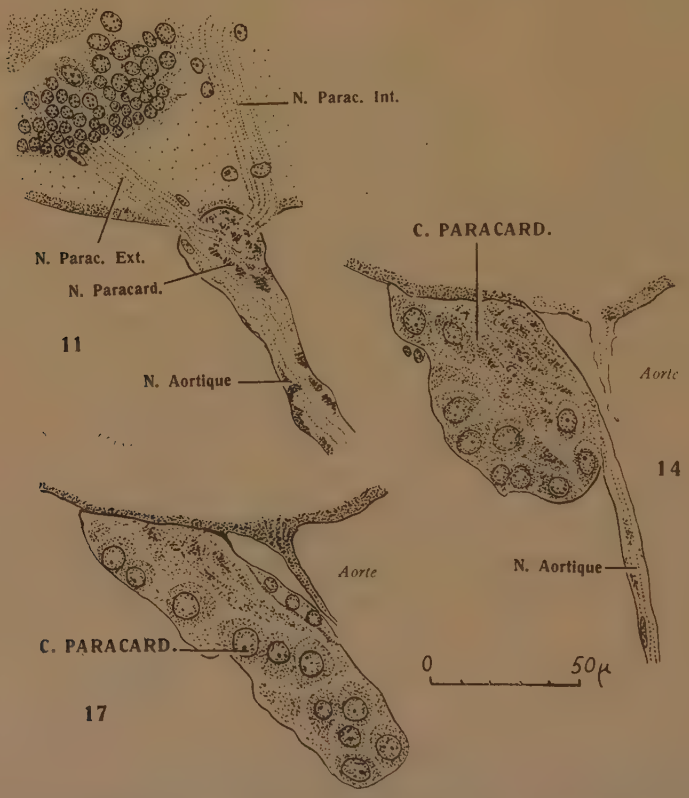


Fig. 173. — *Thermobia ;* coupes horizontales sériées d'un corps paracardiaque ; trichrome de Masson. La coupe 11 montre le nerf paracardiaque, ses deux racines, et les formations chromophiles qu'il contient. Les coupes 14 et 17 passent par le corps paracardiaque lui-même.

J'ai retrouvé ces formations chez *Thermobia domestica* Packard, *Lepisma saccharina* L. et *Lepismina aurea* Duf. Les corps paracardiaques sont effectivement bien développés chez *Thermobia*. Ce sont deux masses allongées (fig. 172 et 173) d'environ 130 μ de long sur 30 de large, situées le long de l'aorte, divergentes en avant, leur pôle antérieur venant s'insinuer sous les lobes protocérébraux. Ils sont constitués par d'assez grandes cellules d'aspect nerveux, de 10 à 12 μ de diamètre, contenant un gros noyau arrondi, entre lesquelles se trouvent quelques petites cellules gliales.

Il ne semble pas, sur des colorations au trichrome de Masson, que ces éléments présentent des expansions comme la cellule unique des corps paracardiaques du *Japyx*. Elles ont ici un aspect beaucoup plus nerveux que glandulaire.

Au-dessus des corps paracardiaques, dans la paroi même de l'aorte, se

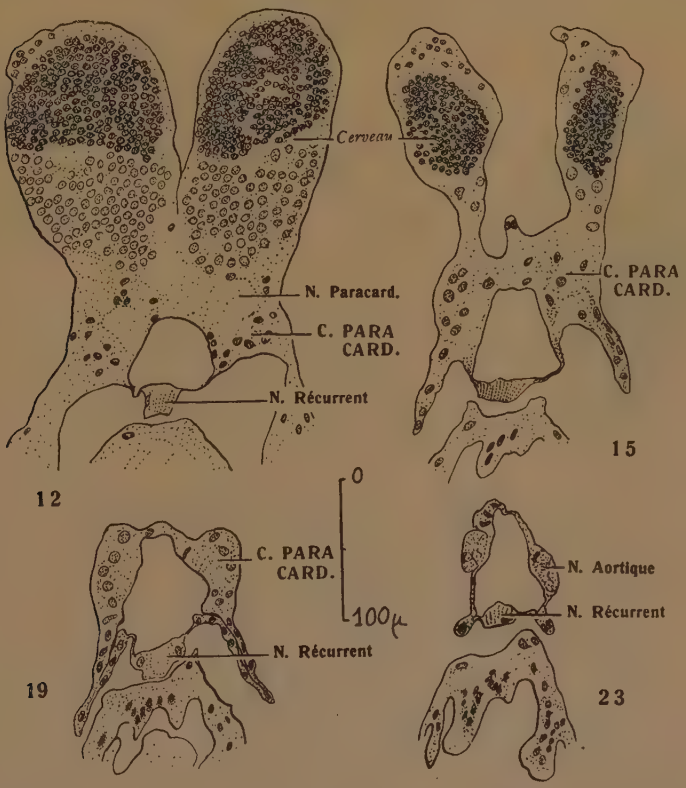


Fig. 174. — *Lepismina ;* coupes frontales sériées ; hématéine-éosine. Début des corps paracardiaques au contact du cerveau dans la coupe 12. Les corps paracardiaques sont bien individualisés sur les coupes 15 et 19. La coupe 23 montre les nerfs aortiques.

trouvent les nerfs paracardiaques. Ils sont constitués chacun par la fusion de deux racines, la plus grosse interne, correspondant à ce qu'a vu Hanström, la seconde externe (fig. 172 et 173). Ces deux racines, homologues des nerfs paracardiaques interne et externe, se fusionnent dès leur sortie du cerveau en un volumineux nerf qui contient de nombreuses gouttelettes chromophiles. La moitié environ de ses fibres va dans le corps paracardiaque correspondant ; l'autre moitié se prolonge dans la paroi aortique en un véritable nerf aortique.

Le stomatogastrique est identique à celui des *Japyx ;* mais possède en

outre un ganglion hypocérébral réduit, simple renflement du nerf récurrent (fig. 172).

Quant aux organes frontaux pairs décrits par Hanström, je ne les ai observés avec certitude que dans un petit nombre d'exemplaires, leur recherche étant difficile. Ils existent cependant certainement et sont homologues de ceux des *Machilidæ* qui seront étudiés plus loin.

Il existe chez les *Lepismatidæ* un autre organe frontal (organe frontal impair ou médian de Hanström), observé par Holmgren en 1916 et décrit en détails par Hanström (1940). C'est un organe impair, aplati, situé immédiatement sous la cuticule frontale, très facile à voir sur les coupes sériées. Il est constitué par des éléments binucléés (fig. 175) contenant une enclave réfringente et homogène en forme de disque épais située entre les deux noyaux (« zweizellige mühlsteinähnlichen Körper » de Hanström). De chaque groupement bicellulaire part une fibre nerveuse qui, en se réunissant à ses semblables, forme un nerf impair se jetant dans le protocérébrum. Hanström interprète cet organe frontal impair des Lépismes, qui s'observe également chez les Crustacés (Nowikoff, 1905 ; Hanström, 1933), comme le reliquat d'un organe sensoriel à fonction visuelle, chaque corps réfringent éosinophile étant l'équivalent d'un rhabdome.

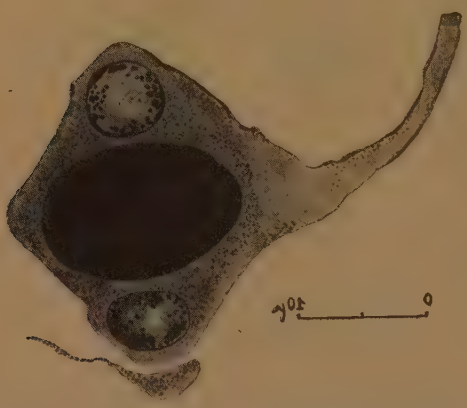


Fig. 175. — *Lepisma ;* formation bicellulaire de l'organe frontal impair ; trichrome de Masson. Remarquer les deux noyaux, le corps réfringent central homologué par Hanström à un rhabdome et le nerf qui fait suite à ces deux cellules (à gauche). Comparer avec la fig. 185.

Contrairement aux organes frontaux pairs qui constituent les origines des nerfs paracardiaques internes, l'organe frontal impair n'a rien à voir avec les glandes endocrines rétrocérébrales. S'il est mentionné ici, c'est que l'on observe chez les Collemboles une formation analogue qui a été interprétée à tort par Nabert comme un *corpus allatum*.

Nous observons donc en définitive chez les *Lepismatidæ* des caractères évolués coexistant avec des caractères primitifs :

— stomatogastrique relativement évolué, avec ganglion hypocérébral,
— deux paires de nerfs paracardiaques fusionnés dans leur trajet extracérébral,
— deux corps paracardiaques latéraux mais en relation avec la paroi aortique, bien développés mais à cellules morphologiquement plus nerveuses que glandulaires,
— pas de corps allates,
— les nerfs paracardiaques internes proviennent de cellules extracérébrales constituant les organes frontaux pairs de Hanström.

Chaudonneret (1946), dans une note qui a paru alors que j'avais terminé l'examen de mes coupes de Lépismes, a décrit des corps jugaux innervés par le ganglion sous-œsophagien. Cette disposition rappelle celle des corps allates des Ephémères ; peut-être s'agit-il là de corps allates primitifs?

3. Thysanoures ectotrophes : *Machilidæ.*

Le système nerveux céphalique de *Petrobius maritima* a été étudié très complètement par Hanström (1940). Du point de vue qui nous intéresse ici, ses constatations peuvent être résumées en trois points :

1° Le stomatogastrique est très réduit : ganglion frontal peu développé, nerf récurrent insignifiant, mais il existe un *nervus connectivus* (Fahlander, 1938 ; Hanström, 1940) ;

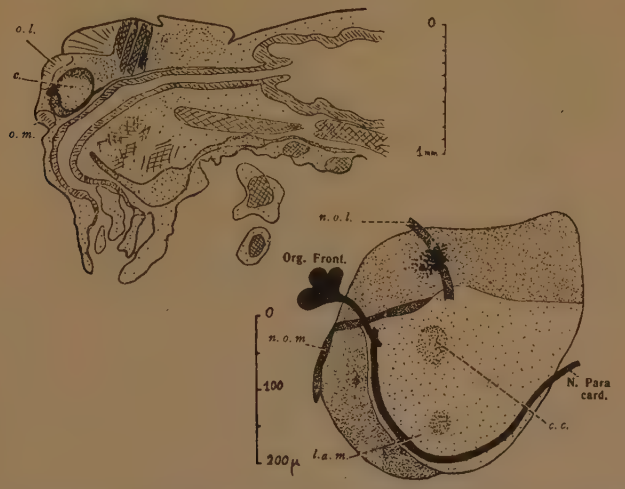


Fig. 176. — *Petrobius ;* coupe parasagittale de la tête, vue à un grossissement faible (en haut) et fort (en bas), très schématisée. Le nerf paracardiaque est figuré en noir. *c* : cerveau ; *c. c.* : corps central ; *l. a. m.* : lobus anterior medialis ; *n. o. l.* et *n. o. m.* : nerfs ocellaires latéral et médian ; *o. m.* et *o. l.* : ocelles médian et latéral.

2° de la partie postéro-inférieure du cerveau partent deux nerfs qui pénètrent dans les parties latérales de l'aorte. Par leur situation ils sont absolument analogues aux « *nervi corporis cardiaci I* » (nerfs paracardiaques internes). En se continuant dans l'aorte ils constituent de véritables nerfs aortiques. Mais Hanström n'observe ni corps allates ni corps paracardiaques ;

3° dans le cerveau, ces nerfs ont un trajet en tous points semblable à celui des nerfs paracardiaques internes des autres Insectes. Ils s'entrecroisent à la partie antérieure du cerveau. Leurs origines sont de grandes cel-

lules nerveuses extracérébrales qui constituent des *organes frontaux pairs*, plus développés que ceux des Lépismes, et contenant des gouttelettes de sécrétion. Chez *Machilioïdes* et *Lepismachilis*, Hanström ne trouve pas d'organe frontal autonome, mais de grandes cellules plasmatiques à la partie antérieure du protocérébrum qui sont également à l'origine de ces nerfs. Hanström décrit en outre une synapse possible dans le *lobus anterior medialis*, au-dessous de leur croisement.

Fig. 177. — *Petrobius ;* organe frontal pair vu sur une coupe parasagittale ; trichrome de Masson, même orientation que la figure précédente. Remarquer la hernie du névrilemme cérébral, les trois lobes de l'organe frontal, et le nerf qu'ils produisent.

Dans un travail ultérieur (1943) Hanström signale la présence d'un *corpus cardiacum* rudimentaire et bilobé chez *Forbicina germanica,* mais il n'en donne pas de description détaillée ni de reproduction.

J'ai repris cette étude chez *Machilis polypoda* L. et surtout chez de nombreux exemplaires de *Petrobius maritima* Leach qui m'ont été aimablement adressés par M. Joly, chef de travaux au laboratoire de Roscoff.

Mes constatations confirment celles de Hanström. Un point cependant diffère : j'ai pu trouver des corps paracardiaques rudimentaires chez ce même *Petrobius* où Hanström n'en trouvait pas.

Le trajet des nerfs paracardiaques, des organes frontaux à l'aorte, est schématisé sur la figure 176. Les organes frontaux sont situés sur la face

antéro-supérieure du cerveau, immédiatement au-dessous des ocelles latéraux. Ils sont très près l'un de l'autre. Sur des coupes parasagittales chaque organe paraît formé de trois lobes (fig. 177). A leur niveau le névrilemme s'amincit et fait à l'extérieur du cerveau une véritable hernie qui est remplie de cellules nerveuses. Ces dernières sont de taille moyenne (15 à 20 μ), du type plasmatique, et disposées en bouquet ; leurs axones convergent pour former le nerf qui pénètre dans le cerveau. Dans leur cytoplasme, de même que dans leur axone, on observe quelques gouttes de sécrétion

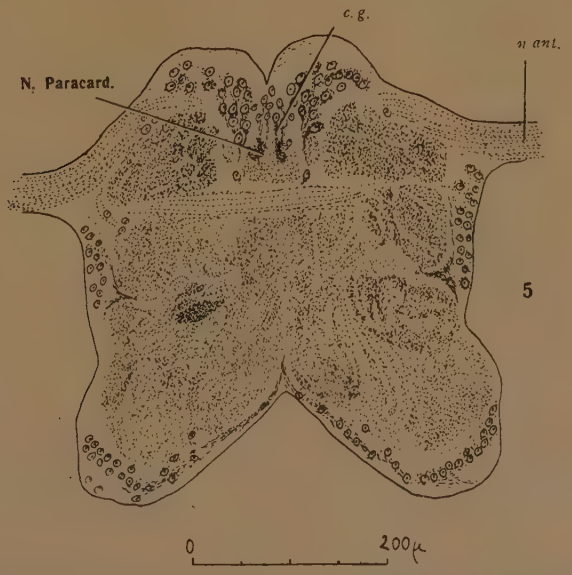


Fig. 178. — *Petrobius ;* coupe horizontale nº 5 ; trichrome de Masson. On voit les deux nerfs paracardiaques coupés transversalement dans le lobus anterior medialis, et les cellules ganglionnaires (*c. g.*) considérées par Hanström comme un relais. *n. ant.* : nerf antennaire.

ponceauphile (ou fuchsinophile si, comme Hanström, on utilise la fuchsine acide).

Le nerf paracardiaque issu de chaque organe frontal s'enfonce dans le cerveau en se dirigeant ventralement, traverse la couche cellulaire périphérique, croise latéralement le nerf ocellaire médian (fig. 176). Au-dessous de celui-ci, il s'entrecroise avec son homologue et descend en arrière de la couche cellulaire périphérique. A la partie inférieure du cerveau, il arrive dans le *lobus anterior medialis* (fig. 178). Sur une coupe horizontale on voit nettement les cellules ganglionnaires médianes situées en avant du *lobus* (c. g., fig. 178) qui, pour Hanström, constitueraient un relais du nerf paracardiaque. Je n'ai pu vérifier ce fait ; peut-être les axones de ces cellules s'ajoutent-ils simplement à ceux qui viennent des organes frontaux.

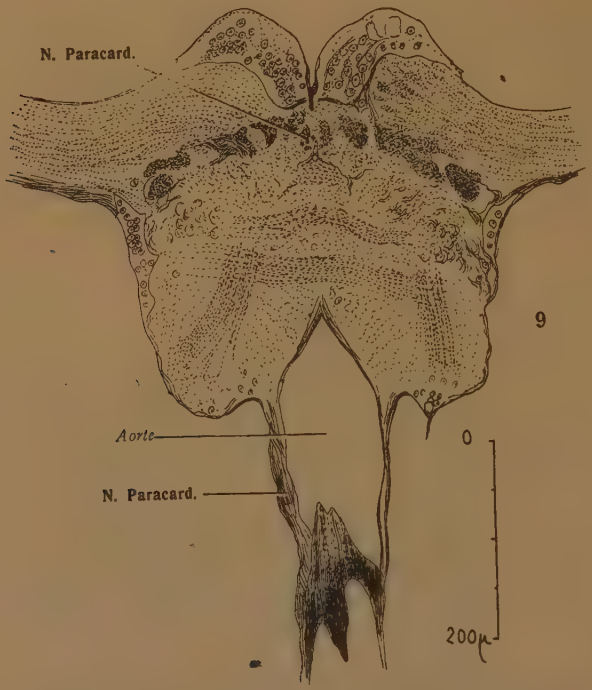


Fig. 179. — *Petrobius;* coupe horizontale nº 9 ; trichrome de Masson. Les nerfs paracardiaques apparaissent en deux points : dans la partie antérieure du cerveau où ils sont coupés transversalement, dans la paroi aortique où ils constituent les nerfs aortiques.

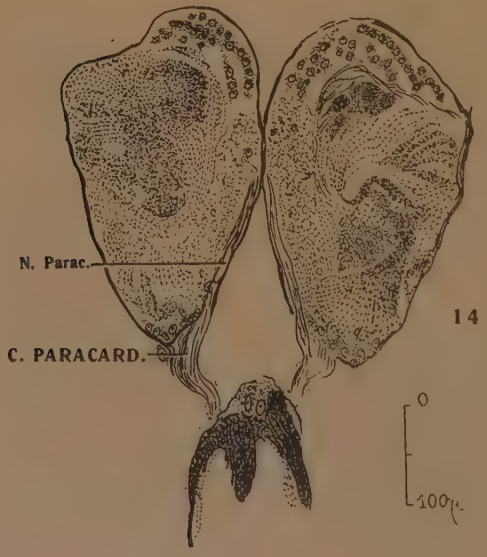


Fig. 180. — *Petrobius ;* coupe horizontale nº 14 ; trichrome de Masson. On voit le trajet horizontal des nerfs paracardiaques à la partie inférieure du cerveau, et leur émergence postérieure, place où se trouve le corps paracardiaque rudimentaire.

Chaque nerf continue donc son trajet (fig. 179, partie antérieure), puis, arrivé à la face inférieure du cerveau, se dirige en arrière immédiatement au-dessous du névrilemme (fig. 180). Il sort du cerveau en arrière, puis passe dans la paroi aortique latérale (fig. 179, partie postérieure).

A son émergence du cerveau, chaque nerf paracardiaque présente deux particularités :

1° à la partie supérieure de son bord externe, il paraît recevoir quelques fibres venant de la partie externe du cerveau et correspondant peut-être à un nerf paracardiaque externe,

2° à la partie inférieure de son bord externe, sous les fibres qui viennent d'être mentionnées, se trouvent deux ou trois grosses cellules ganglionnaires situées à l'extérieur du névrilemme (fig. 181), et d'assez grande taille (20 μ). Elles ressemblent à celles qui constituent les corps paracardiaques des Lépismes ; leur situation est identique et elle me paraissent correspondre à un corps paracardiaque rudimentaire.

En résumé, les *Machilidæ* nous présentent, en plus primitifs, les caractères des *Lepismatidæ* : les corps paracardiaques sont à peine développés alors que les organes frontaux pairs sont beaucoup plus importants.

Fig. 181. — *Petrobius* ; émergence du nerf paracardiaque vue sur une coupe horizontale d'une autre série ; trichrome de Masson. Le plan médian est à gauche. On remarque le névrilemme cérébral (en haut), le nerf paracardiaque contenant quelques grains ponceauphiles et du côté externe, deux grosses cellules ganglionnaires constituant un corps paracardiaque rudimentaire.

4. Collemboles.

Peu étudiés en raison de leur petite taille, les Collemboles présentent une structure nerveuse à la fois très primitive et très particulière. Différents auteurs ont décrit des organes qui seraient les équivalents des glandes rétrocérébrales.

Willem (1900) observe un petit ganglion formé de 3 à 5 cellules, appliqué sur la paroi latérale du vaisseau péri-œsophagien et relié à chaque masse cérébroïde par un nerf : « Ce petit centre est l'homologue de ce ganglion viscéral que Grassi (1885) a signalé chez *Japyx* ; c'est tout ce qui, chez les Collemboles, correspond au système stomatogastrique décrit chez divers Insectes Ptérygotes ». Denis (1928) homologue son « ganglion supratentorial » au ganglion angéien de Blanchard (corps paracardiaque) en faisant toutefois la restriction qu'il innerve, non seulement l'aorte, mais aussi des muscles ventraux. De même Hanström (1940) assimile le ganglion supratentorial de Denis à un *corpus cardiacum*.

Nabert (1913), chez *Tomocerus plumbeus*, décrit comme *corpus allatum* une petite formation impaire située dans l'angle cérébro-aortique entre les deux lobes nuquaux et déjà entrevue par Hoffmann (1908). Les auteurs qui en ont repris l'étude ont à ce sujet des avis très partagés : Holmgren (1916) en fait un groupe de cellules nerveuses géantes. Denis (1928) n'y voit ni un *corpus allatum* typique, ni une formation nerveuse. Il ne rencontre d'ailleurs cet organe que chez *Tomocerus catalanus* et ne l'observe ni chez *Anurida maritima*, ni chez *Onychiurus fimetarius*. Hanström (1940) ne le trouve pas chez *Orchesella* ni chez *Isotoma*. Marlier (1941) en fait un reste d'ocelle médian.

Hoffmann, qui a découvert en 1908 les reins céphaliques des Collemboles chez *Tomocerus*, envisage une comparaison possible entre ces formations et les corps allates des Ptérygotes ; il ne doute cependant pas, à l'encontre de Becker (1910), de leur nature glandulaire.

Par ailleurs, Hanström (1940) ne retrouve pas chez les Collemboles d'organe frontal pair ni de formation analogue. Il ne décrit pas non plus le trajet intracérébral des *nervi corporis cardiaci I* dont il a cependant montré la constance chez les autres Insectes.

J'ai repris ces recherches chez deux Collemboles récoltés à Banyuls, ces deux mêmes espèces qui furent déjà étudiées par Denis : *Anurida maritima* (Guer.) et *Tomocerus catalanus* Denis, trouvés en abondance le premier dans le vivier du Laboratoire Arago, le second dans la grotte de la Pouade.

1° *Le ganglion supratentorial de Denis est-il un corps paracardiaque ?* — Sur les coupes sériées d'*Anurida*, il est facile de mettre en évidence le « sympathique pair » tel que Denis l'a décrit. Il paraît se diviser lui-même en deux ensembles dépendant l'un du cerveau, l'autre de la masse sous-œsophagienne. Le premier comprend les formations nommées par Denis : nerf protocérébral descendant, nerf postérieur du lobe ventral, *nodus post cerebralis*, ganglion supratentorial, *nervus parallelus*, et il s'anastomose avec le nerf sympathique ventral par la lame fibreuse postérieure. Le second, situé dans un plan plus ventral, est constitué principalement par le nerf d'Hoffmann, son ganglion et ses branches.

En réalité, si l'on veut retrouver chez les Collemboles des formations homologues à celles d'autres Insectes, le système du nerf d'Hoffmann, dépendance du ganglion sous-œsophagien, doit être éliminé du « sympathique pair ». En fait, il est placé en arrière du nerf maxillaire qui possède lui aussi un ganglion et paraît être une formation du même ordre.

Reste alors le système du ganglion supratentorial, système supratentorial pourrait-on dire, qui est relié au protocérébrum par le nerf protocérébral descendant. Peut-on l'homologuer au système aortique, lui aussi protocérébral ?

Anatomiquement, la chose paraît aisée : la situation latéro-œsophagienne du ganglion supratentorial (fig. 182), ses connexions protocérébrales, le fait qu'il assure l'innervation de l'aorte céphalique, sont autant d'arguments probants pour cette homologation qui n'a pas manqué d'être faite par Willem, par Denis, par Hanström. Cependant il existe deux anomalies :

la situation très basse du ganglion, l'existence de rameaux nerveux allant à des muscles ventraux.

Histologiquement, peut-on assimiler le ganglion supratentorial à un

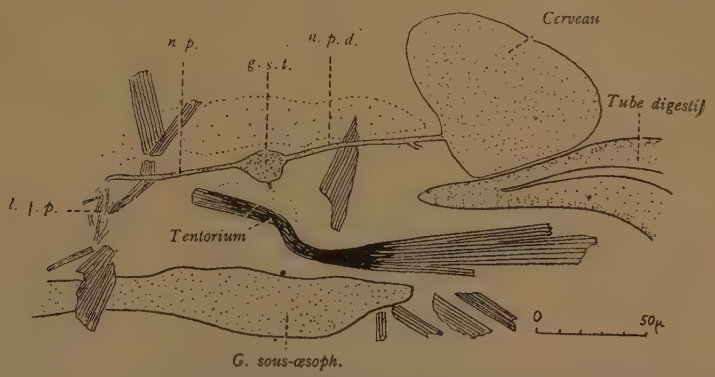


Fig. 182. — *Anurida maritima ;* représentation schématique d'une coupe parasagittale montrant le nerf protocérébral descendant (*n. p. d.*), le ganglion supratentorial (*g. st.*), le nervus parallelus (*n. p.*) et la lame fibreuse postérieure (*l. f. p.*).

corps paracardiaque? La petitesse de cette formation (25 × 18 μ) et de ses cellules rend un examen cytologique malaisé. Toutefois il semble bien que les 5 à 6 cellules qui le constituent sont incontestablement des éléments

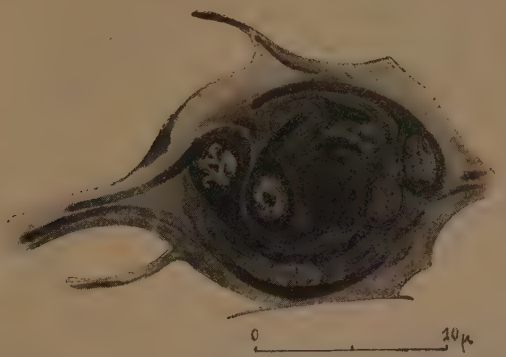


Fig. 183. — *Anurida maritima ;* détails d'un ganglion supratentorial ; trichrome de Masson. Le ganglion est constitué par des cellules incontestablement nerveuses dont l'axone s'enroule autour de la partie centrale.

ganglionnaires unipolaires dont l'axone décrit une courbe vers le centre du ganglion avant de passer dans les branches périphériques (fig. 183). Il n'existe aucun élément d'apparence sécrétrice. Cette formation est un ganglion nerveux authentique.

Chez *Tomocerus*, ainsi que l'a décrit Denis (de même que chez *Onychiurus*), le ganglion supratentorial n'existe pas. Denis le considère comme

fusionné avec le ganglion du nerf d'Hoffmann. Si l'on compare cependant les figures V et XLVI de cet auteur, il paraît plus normal de le considérer comme disparu et non comme fusionné. Sa place serait à la jonction du nerf venant du *nodus postcerebralis* et du nerf venant du « ganglion sympathique » (ganglion du nerf d'Hoffmann). D'ailleurs ce dernier possède également une structure ganglionnaire typique.

Ainsi me semble-t-il logique de considérer le ganglion supratentorial comme une formation accessoire (il n'existe que chez *Anurida*), et surtout

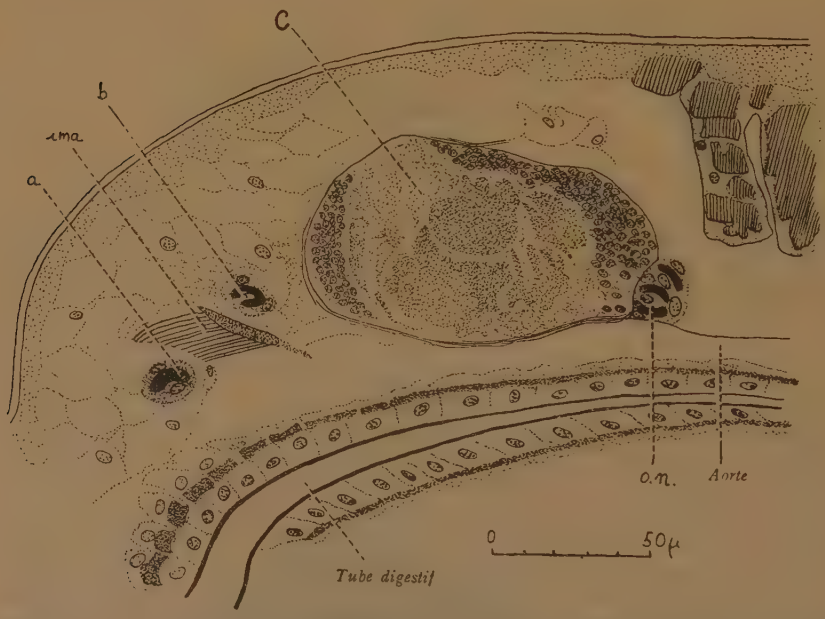


Fig. 184. — *Tomocerus catalanus ;* coupe sagittale, hématéine-éosine. Remarquer, en arrière du cerveau, l'organe de Nabert (*o. n.*) formé par trois groupes binucléés. En avant du cerveau, de part et d'autre de l'insertion des muscles antennaires (*i. m. a.*) sont les deux groupes binucléés antérieurs (*a* et *b*).

entièrement nerveuse, qui n'a rien de commun avec un corps paracardiaque. Quant au nerf protocérébral descendant, il pourrait, à la rigueur, être assimilé au nerf paracardiaque interne, bien qu'il ne soit pas situé dans la paroi aortique. Encore faudrait-il prouver que son trajet intracérébral correspond bien à celui que l'on observe dans tous les autres groupes.

2° *L'organe de Nabert est-il un corps allate ?* — Entrevu auparavant par Hoffmann, cet organe énigmatique a été décrit par Nabert en 1913, et interprété comme un corps allate impair. Il ne paraît exister que chez *Tomocerus* ; il n'a pas été observé chez les autres Collemboles étudiés : *Anurida* et *Onychiurus* (Denis), *Orchesella* et *Isotoma* (Hanström). Je l'ai retrouvé chez *Tomocerus catalanus* et non chez *Anurida*.

Cet organe (fig. 184) est situé au contact du cerveau, enfoncé dans le

sillon médian qui sépare les deux lobes nuquaux, et en général au contact de l'aorte qu'il surplombe. Parfois il est séparé de l'aorte par un espace libre. Mais le contact est toujours intime avec le cerveau : le névrilemme qui les sépare est extrêmement fin. Le diamètre de l'organe est de 18 à 23 μ.

Sa structure est assez complexe (fig. 185, A). Nabert, Denis puis Marlier (1941) décrivent des inclusions rubanées prenant l'éosine ou le vert lumière et qui seraient des produits de sécrétion. En fait ces enclaves sont particulièrement nettes. Constamment au nombre de trois, elles sont réfringentes, éosinophiles après coloration à l'hématéine-éosine, et prennent le bleu de méthyle par le trichrome de Masson. Leur forme est très caractéristique; non pas exactement rubanée, mais en banane ou en fer à cheval, à

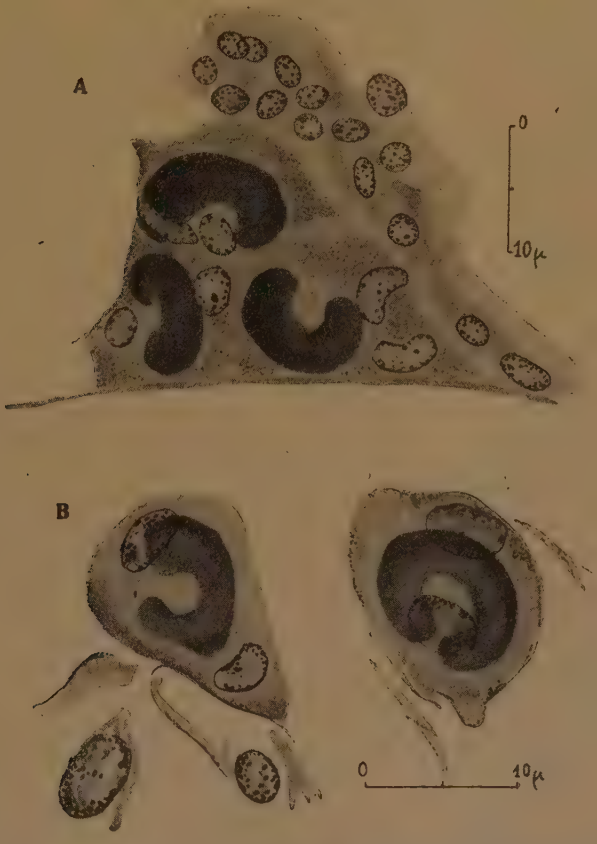


Fig. 185. — *Tomocerus catalanus;* détails des cinq groupes binucléés constituant les vestiges de l'organe frontal médian ; hématéine-éosine. *A* : les trois groupes postérieurs constituant l'organe de Nabert situé entre le cerveau (en haut et à droite) et l'aorte (en bas). *B* : les deux groupes antérieurs.

courbure toujours très accentuée. Les extrémités se rejoignent parfois, se chevauchent même mais ne fusionnent jamais. Leur structure est parfaitement homogène. En coupe optique perpendiculaire à leur axe, elles sont arrondies et non aplaties en ruban.

Les noyaux sont constamment au nombre de six. Ils ont la forme générale d'un ovoïde aplati, si bien que leur aspect change selon leur orientation : ovales et foncés si leur grand axe est vertical, allongés et pâles s'il est horizontal. Leur chromatine peu abondante se dispose en quelques mottes égales. Leur grand axe mesure 7 à 8 μ. Ces dimensions sont nettement supérieures à celles des noyaux du cerveau qui sont situés à très peu de distance. Leur disposition est telle qu'il paraît y avoir deux noyaux par corps en banane, disposés soit l'un dans la concavité de celui-ci, l'autre dans la convexité, soit tous deux de part et d'autre du plan du corps en banane.

L'interprétation de cet organe serait extrêmement difficile si l'on ne retrouvait des formations analogues, non plus en arrière du cerveau, mais au devant de lui, dans la région frontale (fig. 184 et fig. 185, B). Denis les avait déjà signalées : « enclaves absolument semblables... en position à peu près constante au voisinage immédiat de la plaque antennaire du tentorium », et leur interprétation est plus facile car les cellules contenant ces inclusions en banane sont isolées au sein du tissu adipeux. Elles forment deux groupes, l'un en avant de l'insertion des muscles antennaires, l'autre entre celle-ci et le cerveau. Le corps en banane est identique, souvent même plus net. Il existe également deux noyaux du même type dans chaque formation.

La signification de ces éléments est alors évidente : ces groupes binucléés avec volumineuse inclusion éosinophile homogène représentent un rudiment d'*organe frontal médian* (1). Bien différente des organes frontaux latéraux dont il a été question précédemment chez les Thysanoures, cette formation a été décrite en détail par Hanström chez divers Crustacés en 1933 et chez les *Lepismatidæ* en 1940, après avoir été entrevue chez les Phyllopodes par Nowikoff (1905) et chez *Lepisma* par Holmgren (1916). Pour sa description, je renvoie le lecteur aux pages précédentes traitant des *Lepismatidæ*.

Si l'homologation des 5 groupes binucléés de *Tomocerus* — 2 précérébraux et 3 rétrocérébraux formant l'organe de Nabert — à l'organe frontal impair des Lépismes paraît logique, certaines différences n'en sont pas moins nettes : l'absence de toute fibre nerveuse se rendant au cerveau, la forme en banane et non plus en meule de l'enclave réfringente, et surtout la situation tout à fait anormale et paradoxale des trois éléments qui constituent l'organe de Nabert. Ces anomalies ne peuvent s'expliquer que par le caractère rudimentaire et probablement non fonctionnel de cet organe, qui, dans le groupe des Collemboles, ne paraît persister que chez *Tomocerus*. De toutes façons il ne s'agit certainement pas là d'un corps allate.

3° *Le rein céphalique des Collemboles est-il l'équivalent d'un corps allate ?* — Il est facile de retrouver, chez *Anurida* et *Tomocerus* les reins céphaliques décrits par Hoffmann (1908) chez *Tomocerus*, que cet auteur compare aux corps allates des Ptérygotes. Situés au-dessus et en arrière du

(1) Il a d'ailleurs été comparé par Marlier (1941) à un organe photorécepteur.

cerveau de *Tomocerus*, ils sont nettement plus développés chez *Anurida* où leur situation est plus ventrale, de part et d'autre du deutocérébrum.

Leur structure, surtout chez *Anurida*, est d'étude facile (fig. 186). Ce sont des formations ovoïdes dont les axes mesurent environ 60 et 35 μ. Contrairement à l'affirmation de Becker (1910) qui en fait des ganglions nerveux, il s'agit incontestablement, ainsi que l'avait observé Hoffmann, de formations excrétrices. Ce sont des vésicules closes dont la paroi est formée par une couche plus ou moins syncytiale bien limitée à l'extérieur, mais sans membrane nette du côté interne, si bien que la cavité apparaît plutôt comme une lacune intracytoplasmique. Le cytoplasme des cellules qui constituent la paroi est très hétérogène, diffluent, creusé de multiples vacuoles contenant des boules acidophiles de taille extrêmement variable (2 à 8 μ), se colorant au trichrome de Masson, soit par le ponceau, soit par le bleu de méthyle. Ces formations ressemblent aux inclusions puriques décrites chez de nombreux Invertébrés.

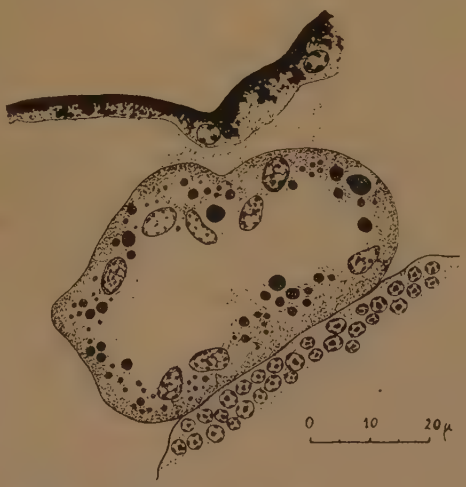


Fig. 186. — *Anurida maritima ;* rein céphalique ; trichrome de Masson. Cet organe est constitué par une masse syncytiale à noyaux périphériques, contenant de nombreuses inclusions et une vaste lacune centrale. Il est situé latéralement, entre la paroi céphalique et le cerveau dont on aperçoit la couche cellulaire périphérique.

Les noyaux sont pâles, peu chromophiles, pauvres en chromatine ; leurs contours sont irréguliers et déchiquetés. Ils sont situés en général plus près de la lacune centrale que du bord périphérique.

Chez *Tomocerus*, les reins céphaliques sont plus réduits et la cavité centrale moins importante. Mais les noyaux, le cytoplasme et les inclusions sont identiques.

L'accord est à peu près fait sur la fonction de ces organes. Les constatations de Denis, de Mukergi (1932), les miennes, confirment pleinement l'interprétation d'Hoffmann : ce sont des organes excréteurs, formés de néphrocytes au sens de Bruntz, probablement homologues des cellules péricardiales des Ptérygotes. L'absence de canal excréteur en fait des reins clos, des « reins d'accumulation » tels qu'on en trouve de nombreux exemples dans d'autres groupes.

Malgré ces fonctions différentes, peut-on assimiler phylogénétiquement les reins céphaliques aux corps allates ? On sait que ces derniers sont considérés comme provenant de glandes métamériques ectodermiques. Or les néphrocytes des reins céphaliques sont morphologiquement des éléments mésodermiques. D'ailleurs Philiptschenko (1912), qui a étudié leur développement chez *Tomocerus*, signale que leur première ébauche apparaît

très tôt dans le deuxième segment maxillaire, bien avant la différenciation des somites, donc à partir du mésoderme. Il paraît alors difficile d'homologuer un organe ectodermique appartenant au premier segment maxillaire (voir les travaux de Pflugfelder chez les Phasmes) à des néphrocytes mésodermiques du deuxième segment maxillaire. Tout au plus pourrait-on assimiler les corps allates aux canaux excréteurs des reins céphaliques, mais ces derniers n'existent probablement pas.

Cette homologation, sur laquelle Hanström (1940) fait d'ailleurs des réserves, me paraît donc infirmée par les faits.

Ainsi les Collemboles apparaissent dépourvus de glandes rétrocérébrales et de leurs dépendances. De la grande voie décrite chez les Thysanoures par Hanström — organe frontal pair et son nerf, cellules ganglionnaires du *lobus anterior medialis*, faisceau intracérébral, *nervus corporis cardiaci I*, *corpus cardiacum* — tous les éléments font défaut. En particulier l'organe frontal pair n'a pas été observé par Hanström chez les Collemboles et mes constatations sont également négatives. L'homologation au nerf et au corps paracardiaque du nerf protocérébral descendant et du ganglion supratentorial décrits par Denis paraît très douteuse. Quant aux corps allates, ils sont inexistants et n'ont pas d'homologues, ainsi qu'il est de règle chez les Aptérygotes.

L'absence de glandes rétrocérébrales s'allie chez les Collemboles à un autre caractère primitif qui les rapproche des Crustacés, la présence d'un organe frontal médian très rudimentaire formé de groupes bicellulaires contenant chacun un corpuscule réfringent, vestige lointain de cellules sensorielles à fonction visuelle.

5. Vue d'ensemble chez les Aptérygotes.

Les Aptérygotes actuels ne paraissent être que la survivance de quelques rameaux d'un ensemble autrefois très vaste qui se plaçait à la base des Insectes. Il ne faut donc pas être surpris des grandes différences que l'on constate chez les groupes actuels, de la juxtaposition dans le même groupe de caractères ancestraux et de caractères nouveaux. Prenons par exemple le cas des Collemboles où rien n'annonce encore les glandes rétrocérébrales : on y trouve un organe de Crustacé, l'organe frontal médian, à l'état rudimentaire, alors que ce même organe est bien développé chez les Lépismes qui sont par ailleurs bien plus évolués.

Du point de vue qui nous intéresse on observe chez les Aptérygotes des nerfs paracardiaques internes bien développés provenant des organes frontaux pairs et aboutissant, de l'autre côté du cerveau, à des corps paracardiaques. Passant d'un groupe à l'autre, on assiste à la pénétration dans le cerveau des organes frontaux pairs, et à un développement progressif des corps paracardiaques.

Les organes frontaux pairs paraissent correspondre, ainsi que le soutient Hanström, aux organes de même nom des Myriapodes et à l'organe X décrit par ce même auteur chez les Crustacés. Ils sont bien développés chez

les *Machilidæ*, un peu moins chez les *Lepismatidæ*. Chez les *Japygidæ*, ils disparaissent, ou plutôt ils entrent dans le cerveau, les cellules qui les constituent s'intégrant dans la *pars intercerebralis*. C'est là que nous les retrouvons chez les Ptérygotes, hormis le cas exceptionnel du *Clonopsis gallica* que j'ai signalé précédemment, où ils font saillie à la surface du cerveau.

A l'opposé, les corps paracardiaques se développent progressivement dans la partie rétrocérébrale des nerfs paracardiaques : encore très réduits chez *Petrobius* et la plupart des *Lepismatidæ*, ils sont nettement constitués chez *Thermobia*. Leurs cellules sont cependant encore très près des éléments ganglionnaires. Les *Japygidæ* par contre nous présentent des corps paracardiaques encore réduits mais où l'on trouve une cellule — une seule — qui annonce par sa structure celles des Ptérygotes.

Les corps allates sont d'apparition plus tardive. Ils n'existent pas chez les Collemboles bien qu'on ait voulu leur assimiler certaines autres formations (organe de Nabert, rein céphalique). On n'en observe pas trace chez les Ectrotrophes sauf peut-être dans les « corps jugaux » de Chaudonneret (1946). Par contre, *Japyx* nous présente des corps allates certains, ayant acquis d'emblée un développement aussi important que chez les Ptérygotes, reliés même par une paire de nerfs aux corps paracardiaques, alors que chez les Ephémères leur innervation est encore d'origine sous-œsophagienne.

Le tableau suivant synthétise cette évolution allant des Crustacés aux Ptérygotes.

	Ganglion frontal et nerf récurrent	*Nervus connectivus*	Ganglion hypocérébral	Organe frontal médian	Organe frontal latéral	Nerf paracardiaque interne	Nerf paracardiaque externe	Corps paracardiaque	Corps allates
Crustacés	−	−	−	++	+ (Organe X)	−	−	−	−
Myriapodes	+	−	−	?	+	−	−	−	−
Collemboles	+	−	−	+ vestiges	−	−	−	−	−
Machilidæ	+	+	−	−	++	++	+	+ (très réduits)	−
Lepismatidæ	+	?	+	++	+	++	+	++	?
Campodeidæ	+	?	−	−	−	−	−	−	+?
Japygidæ	+	?	−	−	−	++	?	+	++
Ptérygotes	+	variable	variable	−	−	++	++	++	++

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS; RÉSUMÉ

Arrivé au terme de ce mémoire; une vue d'ensemble s'impose pour tenter de comprendre la signification générale des glandes rétrocérébrales et pour préciser les points dont l'étude demeure encore à faire. Un premier paragraphe sera d'abord consacré au rappel des faits nouveaux que j'ai observés.

1. Faits nouveaux.

La contribution de ce travail uniquement morphologique à l'étude des glandes rétrocérébrales des Insectes est triple :

— *au point de vue anatomique*, j'ai apporté des précisions de détail à la connaissance des glandes de nombreux groupes, confirmé et développé les travaux antérieurs. J'ai également effectué la première description des glandes rétrocérébrales de certains groupes : Diploures, Embioptères, Anoploures, Psylles, Trichoptères, Aphaniptères adultes, Brachycères orthorraphes, Symphytes;

— *au point de vue cytologique*, j'ai donné une description d'ensemble, qui n'est probablement encore qu'une première approximation, des cellules neuro-sécrétrices constituant les corps paracardiaques, principalement chez les Dictyoptères, Orthoptères, Isoptères, Hémiptères, Coléoptères, Planipennes, Trichoptères, Lépidoptères, Diptères Ces éléments ne sont que des neurones modifiés dans le sens sécréteur. La structure des corps allates a été également précisée chez divers groupes, en particulier chez les Psoques qui possèdent de curieuses « formations centrales ». Chez les Phasmes, j'ai décrit une disposition particulière et très primitive des cellules originelles des nerfs paracardiaques internes;

— *au point de vue histophysiologique*, j'ai observé des phénomènes de sécrétion, d'origine mitochondriale, dans les corps allates, qui aboutissent à la formation d'une substance osmio-hématoxylinophile. Dans les corps paracardiaques une sécrétion également osmio-hématoxylinophile se fait à partir des prolongements des cellules chromophiles, probablement par désintégration de ceux-ci et libération du produit sécrété (méro-holocrinie). Dans les cellules péricardiales des Cyclorraphes, j'ai enfin mis en évidence une sécrétion donnant la réaction de Champy à l'osmium-iodure, donc probablement de nature phénolique et voisine de l'adrénaline.

En ajoutant cette contribution personnelle aux travaux antérieurs sur le même sujet, nos connaissances actuelles paraissent assez avancées pour en faire un aperçu synthétique auquel les deux paragraphes qui suivent sont consacrés. Quant au dernier paragraphe, il tentera de préciser quels sont les points qui restent dans l'ombre et sur lesquels devront porter les travaux ultérieurs.

2. Nature et signification des glandes rétrocérébrales.

Il est un organe dont la structure vient immédiatement à l'esprit lorsque l'on considère les glandes rétrocérébrales des Insectes, c'est l'hypophyse. L'analogie est frappante. Certains penseront toutefois qu'il est hasardeux de comparer un organe d'Insecte à un organe de Vertébré. Il est cependant des fonctions tellement importantes chez les êtres vivants (la fonction d' « intégration biologique » en est une, voir mon article de 1943) que les organes qui les supportent doivent présenter des analogies frappantes même s'ils ont des origines diverses ; il s'agit là de phénomènes de *convergence morphologique réalisés par une identité fonctionnelle.* C'est Hanström (1941), semble-t-il, qui a développé le premier cette analogie. Il a été suivi par E. Thomsen (1942), par moi-même (1943), par Joly (1945) et par Cazal et Guerrier (1946). Les conclusions d'Hanström sont formelles « In beiden Fällen haben wir eine epitheliale, ecktodermale Anlage (die Adenohypophyse, bzw. die *Corpora allata*), die u. a. hypothetisch mit einem Kopfnephridium homologisiert worden ist, welche mit einer nervösen Anlage (die Neurohypophyse, bzw. die *Corpora cardiaca*) verwächst, um einen mehr oder weniger einheitlichen inkretorischen Komplex zu bilden. Dazu kommt die schon beschriebene Innervation der Neurohypophyse und der *Corpora cardiaca* von Gehirnzellen, die selbst Beziehungen zu einer neurokrinen Funktion zeigen ».

I. Les glandes rétrocérébrales des Insectes constituent un ensemble comprenant *deux parties :*

— une partie d'*origine nerveuse* (corps paracardiaques), constituée par un tissu glial, des fibres nerveuses, et surtout de grandes *cellules neurosécrétrices*, à prolongements plus ou moins pseudopodiques, dont les extrémités sécrètent. L'histogénèse confirme cette nature nerveuse, ces glandes se développant à partir de la même ébauche que le ganglion hypocérébral. Cette portion constitue donc un *organe neuricrine physocytaire* (au sens de Roussy et Mosinger), en tous points analogue aux autres exemples connus (glande pédonculaire du Poulpe, épiphyse, neuro-hypophyse) ;

— une partie d'*origine épithéliale* (corps allates), constituée par des massifs d'origine épidermique qui conservent parfois la disposition épithéliale primitive. La sécrétion s'y fait à partir du chondriome. L'histogénèse nous en fait connaître l'origine précise (invagination ectodermique entre les segments mandibulaire et maxillaire). Chez les Odonates il existe des formations intersegmentaires de même origine qui paraissent être demeurées à un stade moins évolué que les corps allates (massifs ectodermiques intersegmentaires). La portion épithéliale est reliée à la portion nerveuse par des nerfs (nerfs allates) ; chez les formes supérieures, le contact entre ces deux formations tend à être de plus en plus étroit ; parfois même le corps allate pénètre dans les corps paracardiaques (certains Hémiptères).

II. Le complexe ainsi réalisé est *très richement innervé* et cela de deux façons :

— par le *système stomatogastrique* (ganglion hypocérébral en particulier); mais il semble que les fibres d'origine stomatogastrique ne font que traverser les glandes pour aller se répandre dans divers organes céphaliques ou prothoraciques;

— surtout par le *protocérébrum* : la portion nerveuse reçoit en effet deux paires de nerfs paracardiaques venant l'une de la région frontale médiane juxta-ocellaire, l'autre des régions latérales. Les deux nerfs de la paire médiane s'entre-croisent dans le cerveau. Les neurones qui sont à l'origine des nerfs paracardiaques sont parfois doués d'un pouvoir neuro-sécréteur.

Les fibres qui en proviennent ont plusieurs destinations : certaines s'arrêtent au contact des cellules neuro-sécrétrices; d'autres, par l'intermédiaire des nerfs allates, vont innerver les cellules des corps allates; d'autres rejoignent le système stomatogastrique dont elles constituent parfois un important contingent; d'autres enfin se prolongent au delà des glandes pour former différents nerfs dont les plus importants sont les nerfs aortiques.

Là encore la comparaison avec l'hypophyse peut se soutenir : les corps paracardiaques de l'Insecte et la neuro-hypophyse des Vertébrés sont sous la dépendance de cellules nerveuses douées d'un pouvoir à la fois transmetteur et sécréteur (cellules protocérébrales chez l'Insecte, cellules de l'hypothalamus chez le Vertébré).

III. Les *sécrétions* provenant des glandes rétrocérébrales diffusent de plusieurs façons :

— soit par *neurocrinie*, la sécrétion remontant le long des nerfs paracardiaques vers le cerveau (processus dont l'existence serait à préciser avec plus de certitude);

— soit surtout par *hémocrinie*, la sécrétion passant dans la lumière aortique au contact de laquelle se trouvent souvent ces glandes ou diffusant directement de tous côtés dans l'hémolymphe qui les baigne.

Une grande différence entre l'Insecte et le Vertébré est que le premier ne possède pas un système vasculaire clos. On n'observe pas dans les glandes rétrocérébrales le riche réseau vasculaire que l'on voit dans l'hypophyse (ou dans la glande pédonculaire du Poulpe); elles sont baignées directement par l'hémolymphe.

Il est cependant une intéressante analogie à faire entre les deux. Chez l'hypophyse du Vertébré le réseau vasculaire apporte avec lui un équipement important de cellules réticulo-histiocytaires qui joue certainement un grand rôle dans les phénomènes sécréteurs. Chez l'Insecte les fonctions du système réticulo-histiocytaire sont en partie remplies par des éléments néphrocytaires, les *cellules péricardiales*. Or ces dernières s'accumulent souvent autour des glandes rétrocérébrales et j'ai pu prouver leur rôle sécréteur chez les larves de Cyclorraphes.

IV. Les *fonctions endocrines* des glandes rétrocérébrales ne sont plus à discuter. Les travaux expérimentaux de différents auteurs les prouvent abondamment. D'ailleurs l'hyperplasie que subissent les corps allates au

cours des cycles de mue ou des cycles génitaux est manifeste. Parmi leurs différentes fonctions, deux s'observent également dans l'hypophyse : action chromatophorique, sur les changements de couleur, action gonadotrope très nettement mise en évidence par divers travaux (Wigglesworth, 1933-1939 ; Weed-Pfeiffer, 1936-1939 ; E. Thomsen, 1940-1942 ; M. Vogt, 1940-1944 ; Joly, 1945).

Il est par contre deux fonctions propres à l'Insecte qui n'ont pas d'homologues chez le Vertébré (sauf peut-être la fonction somatotrope de l'adénohypophyse), ce sont les actions sur la mue et la métamorphose.

Il est particulièrement intéressant d'essayer de synthétiser les phénomènes accompagnant la mue dans un groupe tel que les Odonates. Ce qui va suivre n'est bien entendu qu'une hypothèse qui devra être contrôlée, mais elle me semble assez en accord avec les faits pour être signalée.

Le phénomène essentiel déterminant la mue est l'apparition de mitoses dans l'épiderme, ce qui nécessite une abondante consommation de nucléoprotéides, et une stimulation mitogénétique. Nous savons déjà que le pouvoir mitotique se localise volontiers en certains territoires spécialisés de l'épiderme, les cryptes de régénération. Mais parmi celles-ci certaines se spécialisent davantage : c'est le cas des massifs intersegmentaires que j'ai décrit chez les Odonates. On y observe, avant la mue, des signes incontestables de destruction nucléaire (mitoses avortées, pycnoses, caryorrhexies, etc...), destruction qui aboutit à la libération de nucléoprotéides. J'ai proposé l'interprétation selon laquelle ces massifs intersegmentaires emmagasineraient lentement des nucléoprotéides sous forme de noyaux, et les libéreraient brutalement avant la mue.

Mais il y a plus : une autre zone épidermique très différenciée, les corps allates, s'hyperplasie à la même époque et produit la stimulation mitogénétique nécessaire. On observerait donc la succession des phénomènes suivants : mitoses allates avec stimulation mitogénétique, mitoses avortées dans les massifs intersegmentaires libérant des nucléoprotéides, mitoses dans l'épiderme et les cryptes de régénération avec prolifération nucléaire et re-utilisation des nucléoprotéides.

L'acquisition secondaire par les corps allates d'une action gonadotrope rend les phénomènes plus complexes : lors de la stimulation gonadotrope, les massifs intersegmentaires libèrent à nouveau des nucléoprotéides qui servent au développement génital. Ainsi se poursuit la synergie allato-ectodermique, synergie ayant son origine dans l'histogénèse de ces formations. Les massifs ectodermiques sont entraînés par les corps allates dans les phénomènes de morphogénèse génitale et de gamétogénèse. La comparaison se soutient alors avec les Vertébrés, la synergie allato-ectodermique rappelant la synergie hypophyso-thymique dans le développement génital.

3. Variations morphologiques et phylogénèse.

Les glandes rétrocérébrales et le système stomatogastrique des Insectes étant des organes constants de grande importance fonctionnelle, il était normal d'étudier leurs variations dans les différents groupes et d'appliquer ces variations à un essai phylogénique.

Me basant donc sur les travaux antérieurs et sur mes propres constatations, j'ai tenté un tel essai. *Les variations morphologiques de ces organes correspondent d'une manière frappante à la classification moderne des Insectes et la confirment donc nettement.* Des précisions plus grandes peuvent en outre être obtenues.

Parmi les Ptérygotes, les groupes de base sont les Paléoptères, puis les Polynéoptères. Ce sont de ces derniers que paraissent dériver, d'une part, les Paranéoptères, d'autre part, les Oligonéoptères. Les Paranéoptères se raccordent incontestablement aux Blattoptéroïdes ; ils ont comme eux un stomatogastrique à nerf œsophagien unique et la transition se fait nettement par les Psoques dont les caractères sont mixtes.

Les Oligonéoptères se rattachent plutôt à des Polynéoptères évolués comme les Orthoptères. Ils possèdent comme eux deux nerfs œsophagiens, mais on peut observer dans des formes évoluées une régression secondaire du système stomatogastrique. Les Oligonéoptères paraissent constitués par trois lignées : Névroptéroïdes, la plus primitive, Coléoptéroïdes, puis tous les autres groupes qui sont centrés sur les Mécoptères. De cette troisième souche se séparent les rameaux suivants : l'ensemble Trichoptères-Lépidoptères à structure endocrinienne homogène, et assez particulière pour justifier un super-ordre spécial (Trichoptéroïdes) ; Diptères, parmi lesquels les *Tipulidæ* se rapprochent des Trichoptères-Lépidoptères ; Aphaniptères qui paraissent voisins des Mécoptères et des Diptères inférieurs ; Hyménoptères enfin, par certains caractères assez proches des Mécoptères. Le troisième phylum correspond donc à un « panorpoïd complex » élargi, englobant les Hyménoptères. Cette phylogénie est schématisée dans le tableau du chapitre X.

Parmi les Aptérygotes, les glandes rétrocérébrales sont très primitives. Les corps allates n'existent que chez les Diploures ; les corps paracardiaques ont une extension plus grande puisqu'on les observe chez les Diploures (sauf les *Campodeidæ* qui sont des formes très régressées) et les Thysanoures ectotrophes. Les Collemboles en sont dépourvus malgré les homologations hasardeuses qui ont pu être faites.

L'origine phylogénétique des glandes rétrocérébrales est particulièrement intéressante à préciser. Elle a été magistralement établie par Hanström (1940) et je ne peux que confirmer l'interprétation de cet auteur.

Au-dessus du cerveau des Crustacés existent deux masses symétriques de cellules nerveuses *(organes frontaux pairs ou organes X)* qui donnent naissance à deux nerfs s'enfonçant dans le cerveau. Ces organes correspondent, d'après Hanström (1933-1934) à des formations sensorielles modifiées dans le sens neuro-sécréteur. On les observe également chez les Myriapodes et chez les Thysanoures ectotrophes.

Bien développés chez les *Machilidæ*, les organes frontaux pairs émettent chacun un nerf qui s'enfonce dans le cerveau, longe sa face antérieure en s'entre-croisant avec son homologue, puis sort du cerveau en dessous et en arrière pour se continuer dans la paroi aortique. L'organe frontal pair est donc à l'origine du nerf aortique. A l'endroit où ce dernier se détache du cerveau, existent deux ou trois cellules qui paraissent constituer un corps paracardiaque rudimentaire.

Celui-ci ne se développe nettement que chez les *Lepismatidæ* où l'organe frontal pair existe encore, et les *Japygidæ*. Parallèlement au développement des corps paracardiaques, les organes frontaux régressent ou plutôt s'enfoncent dans le cerveau, et les cellules qui les constituent se logent dans la *pars intercerebralis*. Leur fonction sécrétrice s'étend peu à peu aux corps paracardiaques qui prennent chez les Ptérygotes un développement considérable. Secondairement, apparaissent les corps allates qui se mettent en relation avec les corps paracardiaques.

4. Les points qui restent à préciser.

Les paragraphes précédents ont montré ce que nous pouvions actuellement penser des glandes rétrocérébrales, du point de vue morphologique. En dehors de leur physiologie, où beaucoup reste encore à faire, quelques points devront encore être précisés. Je ne l'ai pas fait dans ce travail, car cela m'aurait entraîné trop loin, mais j'espère le tenter ultérieurement. Quoi qu'il en soit, il est bon de signaler les lacunes qui demeurent.

En ce qui concerne la *cytologie*, celle des corps paracardiaques est encore mal connue en raison de sa complexité. L'attention doit être attirée sur deux points à élucider : la structure des cellules chromophobes (cellules gliales), la disposition des terminaisons nerveuses autour des cellules chromophiles. Les méthodes d'imprégnations argentiques aideront probablement à cette étude où tout est encore à faire.

Du point de vue *histophysiologique*, devront être étudiés les cycles fonctionnels qui existent probablement, en rapport avec la mue, la métamorphose ou les cycles génitaux. Ces cycles fonctionnels se manifestent par des mitoses (dans les corps allates) ou par des variations de la sécrétion. De même il nous faudrait connaître d'une manière plus précise et dans des groupes plus nombreux la sécrétion des cellules péricardiales que je n'ai fait que signaler.

En ce qui concerne enfin les *variations morphologiques*, plusieurs groupes n'ont fait encore l'objet d'aucune étude. Elle serait cependant intéressante pour discuter leur position systématique, souvent douteuse. Ce sont des groupes exotiques comme les Zoraptères, les Notoptères, les *Diploglossata* et les *Archostemata*, ou des groupes indigènes (Raphidioptères, Pupipares, Strepsiptères). Quant aux Protoures, nous ne possédons qu'une description rapide et vague de Berlese (1909) qu'il serait nécessaire de revoir.

Malgré ces lacunes, que des recherches futures viendront probablement combler, il m'a semblé utile de publier un travail donnant une vue d'ensemble d'organes qui sont d'une importance extrême pour la vie de l'Insecte, d'organes qui donnent une base plus étendue à la conception moderne de neuro-sécrétion, d'organes enfin qui constituent un critère utile pour étudier la phylogénie de l'Ordre. L'Entomologiste pur, tout comme le Biologiste, trouvera, je l'espère, un intérêt à ces descriptions. Le Médecin lui-même comprendra que l'hypophyse, cette merveilleuse réalisation si complexe dans son petit volume, n'est que l'imitation d'un

organe d'Insecte. Cette convergence curieuse s'explique par la nécessité de corrélations neuro-hormonales précises dans des organismes aussi perfectionnés que les Insectes et les Vertébrés.

BIBLIOGRAPHIE

1926. Alexandrowicz (J. S.). — The Innervation of the heart of the Cockroach *(Periplaneta orientalis)*. *J. comp. neurol.*, **41**, 291-309.

1939. Ander (K.). — Vergleichend-anatomische und phylogenetische Studien über die Ensifera. *Opuscula entomologica*, suppl. **2**, Lund, 306 p.

1936. Baden (V.). — Embryology of the nervous system in the Grasshopper *Melanoplus differentialis*. *J. Morph.*, **60**, 151-190.

1934. Badonnel (A.). — Recherches sur l'anatomie des Psoques. *Bull. Biol. France-Belgique*, suppl. **18**, 240 p.

1879. Batelli (A.). — Contribuzione all'anatomia ed alla fisiologia della larva dell *Eristalis tenax*. *Bull. Soc. ent. it.*, 44 p.

1940. Beaumont (J. de). — Le déterminisme des métamorphoses chez les Insectes. *Mitt. schweiz. ent. Ges.*, Berne, **18**, 49-57.

1910. Becker (E.). — Zur Bau der Postantennalorgans der Collembolen. *Zeits. wiss. Zool.*, **94**, 327-399.

1909. Berlèse (A.). — *Gli Insetti*. Vol. I, Milan.

1942. Bierbrodt (E.). — Der Larvenkopf von *Panorpa communis* und seine Verwandlung mit besonderer Berücksichtigung des Gehirns und der Augen. *Zool. Jahrb. Anat.*, **68**, 49-136.

1846. Blanchard (E.). — Du système nerveux des Insectes. Mémoire sur les Coléoptères. *Ann. des Sc. nat.*, **5**.

1938. Bodenstein (D.). — Untersuchungen zum Metamorphose-problem. I. Kombinierte Schnürungs- und Transplantationsexperimente an *Drosophila*. *Roux Arch.*, **137**.

1943. — Hormones and tissue competence in the development of *Drosophila*. *Biol. Bull.*, **84**, 34-58.

1900. Bordas (L.). — Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sus-intestinal ou stomatogastrique des Orthoptères. *Bull. sc. France-Belgique*, **33**, 453-482.

1936. Bounhiol (J. J.). — Métamorphose après ablation des corpora allata chez le ver à soie. *C. R. Acad. Sc.*, **203**, 388.

1936. — Dans quelles limites l'écérébration des larves de lépidoptères est-elle compatible avec leur nymphose ? *C. R. Acad. sc.*, **203**, 1182-1184.

1937. — Mue surnuméraire chez le ver à soie élevé dans les conditions normales. *C. R. Soc. Biol.*, **124**, 1223-1226.

1937. — Métamorphose prématurée après ablation des corpora allata chez le jeune ver à soie. *C. R. Ac. Sc.*, **205**, 175.

1937. — La métamorphose des Insectes serait inhibée dans leur jeune âge par les corpora allata. *C. R. Soc. Biol.*, **126**, 1189-1191.

1938. — Rôle possible du ganglion frontal dans la métamorphose de *Bombyx mori*. *C. R. Acad. Sc.*, **206**, 773-774.

1938. — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. Biol.*, Suppl. **24**.

1938. — Les fonctions des corps allates. *Arch. Zool. exp.*, **81**, 54-64.

1938. — Les conceptions modernes sur la métamorphose des Insectes. *Rev. Zool. Agr. App. Bordeaux*, n° 3, 1728.

1938. — Nymphose partielle localisée chez des vers à soie divisés en trois parties par deux ligatures. *C. R. Acad. Sc.*, **217**, 203.

1938. — Les glandes mandibulaires jouent-elles un rôle dans la métamorphose chez *Bombyx mori* ? *C. R. Acad. Sc.*, **217**, 237-238.

1831. Brandt (I. F.). — Beobachtungen über die Systeme der Eingeweidenerven der Insekten. *Isis.*, Leipzig.
1879. — Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Nervensystem der Hymenopteren, Coleopteren, Lepidopteren und Dipteren. *Horæ soc. ent. Ross.*, **15**, 31-101.
1915. Bretschneider (F.). — Ueber die Gehirn der Küchenschabe und des Mehlkäfers. *Jenaisch. Zeitschr. Naturwiss.*, **52**, 269-362.
1940. Brown (F. A) et Meglitsch (A.). — Comparison of the chromatophorotropic activity of Insect *corpora cardiaca* with that of Crustacean sinus glands. *Biol. Bull.*, **79**, 409-418.
1910. Bruntz (L.). — Sur le rôle excréteur des cellules (néphrocytes) qui éliminent les liquides colorés des injections physiologiques. *Ann. sc. nat. (Zool.)*, **12**, 265-276.
1908. Bugnion (E.) et Popoff (N.). — Le système nerveux et les organes sensoriels du Fulgore tacheté des Indes et de Ceylan *(Fulgora maculata)*. *J. Psych. Neurol.*, **13**, 326-354.
1938. Burtt (E. T.). — On the *corpora allata* of dipterous insects. *Proc. roy. Soc. London* (B), **124**, 13-23 et **126**, 210-223.
1941. — The endocrin control of insect development. *Abst. Diss. Univ. Cambridge*, 21-22.
1898. Carrière (J.) et Bürger (O.). — Die Entwicklungs geschichte der Mauerbiene (*Chalicodoma muraria* Fabr.) im Ei. *Nova Acta Acad. Leopold Carol.*, **69**.
1939. Cazal (P.). — Les fonctions hormonales chez les êtres vivants. *Biol. méd.*, **29**, nº 8.
1943. — Réflexions sur quelques phénomènes d'intégration en biologie. *Biol. méd.*, **33**, 141-170.
1947. — Recherches sur les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes. II. Odonates. *Arch. zool. exp. gén.*, **85**, N. et R., 55-82.
1946. — Corps paracardiaques et corps allates chez les *Japygidæ*. *Bull. Biol. France-Belgique*, **80**, 477-482.
1946. — L'organe décrit par Nabert chez le Collembole *Tomocerus* n'est pas un corps allate. Ses rapports avec l'organe frontal médian des Crustacés et des Lépismes. *Bull. Biol. France-Belgique*, **80**, 483-486.
1943. Cazal (P.) et Bogoraze (D.). — Un organe neuricrine du Poulpe : la glande pédonculaire. *Bull. Inst. océan. Monaco*, nº 847.
1944. — La glande épistellaire du Poulpe, organe neuricrine. *Arch. zool. exp. gén.*, **84**, N. et R., 10-22.
1946. Cazal (P.) et Guerrier (Y.). — Recherches sur les glandes endocrines rétrocérébroïdiennes des Insectes. I. Etude morphologique chez les Orthoptères. *Arch. zool. exp. gén.*, **84**, 303-334.
1913. Champy (C.). — Grains et substances réduisant le mélange KI- OsO_4. *C. R. Soc. Biol.*, juillet 1913.
1944. Champy (C.) et Coujard (R. et C.). — Essai de localisation d'une des hormones nerveuses. *Ann. endocr.*, **5**, 164-177.
1946. Chaudonneret (J.). — Sur la présence d'une glande neuro-endocrine dans la maxille de *Thermobia domestica* Pack. *C. R. Acad. Sc.*, 292-293.
1942. Coujard (R. et C.). — Essais sur une réaction des terminaisons et des cellules nerveuses, surtout du système sympathique. *Arch. zool. exp. gén.*, **82**, N. et R., 47-74.
1943. Coujard (R.). — Essai sur la signification chimique de quelques méthodes histologiques. *Bull. hist. appliquée*, **20**, 161-173.
1943. Cuénot (L.). — Hormones d'Invertébrés. *Rev. sc.*, **81**, 512-514.
1940. Day (M. F.). — Neurosecretory cells in the ganglia of Lepidoptera. *Nature*, **145**, 264.
1943. — The function of the Corpus allatum in Muscoïd Diptera. *Biol. Bull.*, **84**, 127-140.
1928. Denis (J. R.). — Etudes sur l'anatomie de la tête de quelques Collemboles suivies de considérations sur la morphologie de la tête des Insectes. *Arch. zool. expér. gén.*, **68**, 1-291.

1877. Dogiel (J.). — Anatomie und Physiologie des Herzens des larves von *Corethra plumicornis. Mem. Acad. imp. St-Petersbourg*, **24**, 37 p.
1938. Fahlander. — Die Segmental organe der Diplopoda, Symphyla und Insecta apterygota. *Zool. Bidr. Uppsala*, **18**.
1921. Florence. — The Hog Louse, *Hematopinus suis* Linné ; its biology, anatomy and histology. *Cornell Univ. Agric. Exp. station*, Memoire 51.
1874. Forel (A.). — Les fourmis de la Suisse. *Neue Denkschr. d. allg. Schweiz. Gesellsch. für d. gesamt. Naturwiss.*, Zurich.
1935. Fraenkel (G.). — A hormone causing pupation in the blowfly *Calliphora erythrocephala. Proc. R. Soc. London*, **118**.
1923. Frew (J. G. H.). — On the larval and pupal stages of *Forcipomyia piceus. Ann. appl. Biol.*, **10**, 109-141.
1928. Giersberg (H.). — Ueber den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecke *Dixippus morosus. Zeits. Vergl. Phys.*, **7**, 657-695.
1936. Graichen (E.). — Das Zentralnervensystem von *Nepa cinerea* mit Einschluss des sympathischen Nervensystems. *Zool. Jahrb. Anat.*, **61**, 195-238.
1885. Grassi (B.). — I progenitori degli Insetti et dei Myriapodi. L'Yapyx et la Campodea. *Atti Acad. Gioena Sc. nat. Catania*, Serie 3, **19**.
1889. — Anatomie comparée des Thysanoures et considérations sur l'organisation des Insectes. *Arch. ital. biol.*, **11**, 77 p.
1937. Hadorn (E.). — On accelerating effect of normal « ring gland » on puparium formation in lethal larves of *Drosophila melanogaster. Proc. Nat. Acad. Sc* , **23**, 478-484.
1937. — Hormonale Kontrolle der Puppariumbildung bei Fliegen. *Naturwiss.*, **25**.
1938. Hadorn (E.) et Neel (J.). — The accelerating effect of ringgland injection upon puparium formation in normal and hybrid *Drosophila* larvæ. *Genetics*, **23**.
1938. — Der hormonale Einfluss der Ringdrüse auf die Puppariumbildung bei Fliegen. *Arch. entw. Mech.*, **138**, 281-304.
1928. Hanström (B.). — *Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere.* J. Springer, Berlin.
1933. — Neue Untersuchungen über Sinnesorgane und Nervensystem der Crustaceen. *Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, **56**, 387-520.
1934. — Ueber das Organ X, eine inkretorische Gehirndrüse des Crustaceen. *Psych. neurol. Bladen.*
1937. — Inkretorische Organe und Hormonfunktion bei den Wirbellosen. *Ergeb. d. Biol.*, **14**.
1939. — *Hormones in Invertebrates.* Oxford University Press.
1940. — Inkretorische Organe, Sinnesorgane und Nervensystem des Kopfes einiger niederer Insektenordnungen. *Kungl. sv. Vetensk. Handl.*, **18**, 1-266.
1940. — Die Chromatophoraktivierende Substanz des Insektenkopfes. *Lunds Univ. Arsskr.*, **36**, 1-20
1941. — Einige parallelen im Bau und in der Herkunft der inkretorischen Organe der Arthropoden und der Vertebraten. *Lunds Univ. Arssk.*, **37**, 1-19.
1942. — Die *Corpora cardiaca* und *Corpora allata* der Insekten. *Biologia generalis.*, **15**, 485-531.
1943. — Ergänzende Beobachtungen über das *Corpus cardiacum* und das Stirnauge der Machiliden und das Gehirn der Campodeiden. *Kungl. Fys. Sällsk. Lund Förhandl.*, **13**, 215-219.
1943. — Der *Lobus dorsomedialis* von *Lygaeus equestris. Lund. Univ. Arsskr.*, **38**, nº 8, 12 p.
1938. Heddergott (H.). — Kopf und Vorderdarm von *Panorpa communis. Zool. Jahrb. Anat.*, **65**, 229 294.
1935. Helson (G. A. H.). — The Bionomics and Anatomy of *Stenoperla prasina. Trans. Proceed. Roy. Soc. New Zeland*, **64**, 214-248.
1914. Hewitt (C. G.). — *The house fly.* Cambridge.

1895. Heymons (R.). — *Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung.* Iena, 136 p.
1897. — Entwicklungsgeschichte Untersuchungen an *Lepisma saccharina. Zeitsch. wiss. Zool.*, **62**, 583-631.
1897. — Ueber die Organisation und Entwicklung von *Bacillus Rossii. Sitz. Akad. wiss. Berlin*, 363-373.
1899. — Ueber bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken. *Id.*, **30**, 563-575.
1942. Hirschler (J.). — Ueber perinukleäre Membranen in den männlichen Geschlechtzellen einiger Lepidopteren-Arten. *Biol. Zentralbl.*, **62**, 14-28.
1887. Hofer (B). — Untersuchungen über den Bau des Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von *Blatta. Nova Acta Acad. Leopold-Carol.*, **51**, 345-395.
1908. Hoffmann (R. X.). — Ueber die morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge und über das Kopfnervensystem von *Tomocerus plumbeus. Zeit. wiss. Zool.*, **99**, 598-589.
1921. Hollande (A. Ch.). — La cellule péricardiale des Insectes. *Arch. Anat. microsc.*, **18**, 85.
1904. Holmgren (N.). — Zur Morphologie des Insektenkopfes. I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der *Chironomus*-Larve. *Z. wiss. Zool.*, **76**, 439-508.
1909. — Termitenstudien. I. Anatomische Untersuchungen. *Stockholm Vet. Ak. Handl.*, **44**, 1-215.
1916. — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychæten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Vorstudien zu einer Phylogenie der Arthropoden. *Stockholm Vet. Ak. Handl.*, **56**, 303.
1908. Imms (A. D.). — On the larval and pupal stages of *Anopheles maculipennis* Meig. *Parasitology*, **1**, 103-133.
1918. Ito. — On the glandular Nature of the Corpora allata of the Lepidoptera. *Bull. Imp. Tokyo sericult.*, **1**, 64-103.
1936. Janda (V.). — Ueber den Farbwechsel transplantierter Hautstücke und Künstlich verbundener Körperfragmente bei *Dixippus morosus. Zool. Anz.*, **115**, 177-185.
1899. Janet (C.). — Sur les nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (*Myrmica rubra* L.). *Mém. Soc. Zool. France*, **12**, 295-335.
1900. — Recherches sur l'Anatomie de la Fourmi et Essai sur la Constitution morphologique de la Tête de l'Insecte. *Thèse, Faculté des Sciences de Paris*, 1-205.
1945. Jeannel (R.). — *Introduction à l'Entomologie.* Boubée, Paris.
1944. Jeannel et Paulian. — Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue fr. entomol.*, **11**, fasc. 2.
1940. Jentsch (S.). — Zur Morphologie des Gehirns und der Lichtsinnesorgane der Psocopteren. *Zool. Jahr. Anat.*, **66**, 403-436.
1942. Joly (P.). — Remarques sur le complexe hypocérébral des Dytiscidés. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, **67**, 121-125.
1945. — La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscidés. *Arch. zool. exp. gén.*, **84**, 49-164.
1945. — Les corrélations humorales chez les Insectes, *Ann. Biol.*, **21**, 1-34.
1924. Kloska (T.). — Das Hæmolymphsystem im Kopfe von *Blatta orientalis. Bull. inter. Acad. Sc. Cracovie*, ser. B, 461-467.
1883. Köstler (M.). — Ueber das Eingeweidenervensystem von *Periplaneta orientalis. Zeitschr. wiss. Zool.*, **39**, 572-595.
1913. Kühnle (K. E.). — Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn, die Kopfnerven und die Kopfdrüsen des gemeinen Ohrwurms (*Forficula auricularia* L.). *Jenaische Zs. Natw.*, **50**, 147-276.
1875. Kunckel d'Herculais (J.). — *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Insectes Diptères de la famille des Syrphides.* Paris, 1-208.

1935. Kuwana (Z.). — The innervation of the alimentary canal of the Silkworm larva. *Annot. zool. Japon.*, **15**, 247-260.
1931. Lameere. — *Précis de Zoologie.*
1932. Lerma (B. de). — Osservazioni sui *corpora allata* del *Gryllotalpa. Arch. zool. ital.*, **17**, 417-433.
1933. — I corpi faringei degli Ortotteri. *Rend. Acc. Lincei*, **17**, 1105-1108.
1934. — Organi e fenomeni increteri negli Invertebrati. *Riv. Fis. Mat. Sc. Nat.*, **8**, 460.
1936. — L'attività endocrina negli Invertebrati. *Attualita Zool.* (suppl. *Arch. zool. ital.*), **2**, 83-135.
1937. — Osservazioni sul sistema endocrino degli Insetti (*Corpora allata* e corpi faringei). *Arch. zool. ital.*, **24**, 339-366.
1926. Leuzinger (H.), Wiessmann (R.) et Lehmann (F. E.). — *Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke Carausius morosus.* Iena, 414 p.
1892. Lowne (T.). — *The Anatomie, Physiologie, Morphologie and Developmenl of the Blowfly.* London.
1762. Lyonet (P.). — *Traité anatomique de la Chenille qui ronge le bois du saule.* La Haye.
1937. Madwar (S.). — Biology and morphology of the immature stages of *Mycetophilidæ* (Diptera, Nematocera). *Phil. Trans. Roy. Soc. London* (B.), **227**, 1-110.
1939. Malmsten (C. A.). — Ueber das Gehirn von *Mantis religiosa. Acta univ. Lund* (N. F.), **35**, 17 p.
1941. Marlier (G.). — Recherches sur les organes photorécepteurs des Insectes aptilotes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **72**, 204-236.
1925. Masson (P.) et Berger (L.). Cités par Roussy et Mosinger, 1946, p. 640.
1861. Meinert (Fr.). — Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. *Kon. Dansk. Vid. Selsk. Skr.*, **5**.
1900. Miall (L. C.) et Hammond (A. R.). — *The structure and life-history of the harlequin fly* (*Chironomus*). Oxford, 196 p.
1941. Mokia (G. G.). — Contribution to the study of hormones in Insects. *C. R. Acad. Sc. U. R. S. S.*, **30**, 371-373.
1932. Mukergi (D.). — Description of a new species of Collembola and its anatomy. *Record Indian Mus. Calcutta*, **34**, 47-79.
1828. Müller (J.). — Ueber ein eigentümliches, dem *Nervus sympathicus* analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insekten. *Nova Acta Acad. Leopold-Carol.*, **14**.
1913. Nabert (A.). — Die Corpora allata der Insekten. *Zeitsch. wiss. Zool.*, **104**, 181-358.
1915. Nelson (J. A.). — The embryology of the honey-bee. London, 282 p.
1924. — Morphology of the honey-bee larva. *J. agric. Res.*, **28**, 1167-1214.
1905. Nowikoff (M.). — Ueber die Augen und die Frontalorgane der Branchiopoden. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **79**, 432-464.
1924. Orlov (J.). — Die Innervation des Darmes der Insekten (Larven von Lamellicorniern). *Zeitsch. wiss Zool.*, **122**, 425-502.
1898. Pantel (J.). — Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. *La Cellule*, **15**, 1-290.
1895. Pawlowa (M.). — Zum Bau des Eingeweidenervensystems der Insekten. *Zool. Anz.*, **18**, 85-87.
1940. Pérez (Z.). — Cellules neuro-sécrétrices du cerveau de quelques Lépidoptères. *Anais da fac. de Ciencia do Porto*, **25**.
1936. Plugfelder (O.). — Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. *Zoologica*, **93**, 102 p.
1937. — Bau, Entwicklung und Funktion der *Corpora allata* und *cardiaca* von *Dixippus morosus. Zeitschr. wiss. Zool.*, **149**, 477-512.
1937. — Untersuchungen über die Funktion der *Corpora allata* und *cardiaca* der Insekten. *Zool. Anz.*, suppl. **10**, 121-129.

1938. — Farbveränderungen und Gewebsentartung nach Nervendurchsneidung und Extirpation der *Corpora allata* von *Dixippus morosus*. *Zool. Anz.*, suppl. **11**, 127-137.
1938. — Untersuchungen über die histologischen Veränderungen und das Kernwachstum der *Corpora allata* von Termiten. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **150**, 451-467.
1938. — Weitere experimentelle Untersuchungen über die Funktion der *Corpora allata* von *Dixippus morosus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **151**, 149-191.
1938. — Beeinflussung von Regenerationsvorgängen bei *Dixippus morosus* durch Exstirpation und Transplantation der *Corpora allata*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **152**, 159-184.
1938. — Wechselwirkungen von Drüsen innerer Sekretion bei *Dixippus morosus*. *Zeitsch. wiss. Zool.*, **152**, 384-408.
1940. — Austausch verschieden alter *Corpora allata* bei *Dixippus morosus*. *Zeitschr. wiss. Zool.*, **153**, 108-135.
1941. — Tatsachen und Problem des Hormonforschung bei Insekten. *Biol. gen.*, **15**, 197-235.
1912. Philiptschenko (J.). — Zur Kenntniss der Apterygoten Embryologie. *Zool. Anz. Leipzig*, **39**, 43-49.
1939. Piepho (H.). — Hemmung der Verpuppung durch *Corpora allata* von Jungraupen bei der Wachsmotte *Galleria melonella*. *Naturw.*, **27**, 675-676.
1940. — Ueber die Hemmung der Verpuppung durch *Corpora allata*. Untersuchungen an der Wachsmotte *Galleria melonella*. *Biol. Zentralbl.*, **60**, 367-393.
1942. — Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Insektenmetamorphose. Ueber die Puppenhaütung der Wachsmotte *Galleria melonella*. *Arch. entw. mech. org.*, **141**, 500-583.
1901. Pierantoni (U.). — Contribuzione allo studio del sistema nervoso stomatogastrico degli ortotteri saltatori. *Atti reale accad. sc. fis. mat. di Napoli.*
1938. Plagge (E.). — Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon bei Schmetterlingen. *Biol. Zentralbl.*, **58**, 1-12.
1910. Police (G.). — Sulla discussa natura di alcune parti del sistema nervoso viscerale degli Insetti. *Arch. zool. ital.*, **4**, 287-314.
1946. Possompès (B.). — Les glandes endocrines post-cérébrales des Diptères. I. Etude chez la larve de *Chironomus plumosus* L. *Bull. Soc. zool. France*, **71**, 99-109.
1938. Potter (E.). — The internal anatomy of the larval of *Panorpa* and *Boreus*. *Proc. R. ent. Soc. London* (A), **13**, 117-130.
1938. — The internal anatomy of the order *Mecoptera*. *Trans. R. ent. Soc. London*, **87**, 467-501.
1901. Pratt (S. H.). — The embryogenic history of imaginal discs in *Melophagus ovinus*, together with an account of the earlier stages in the development of the Insect. *Proc. Boston Soc. nat. hist.*
1942. Radtke (A.). — Hemmung der Verpuppung beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*). *Naturwiss*, **30**, 451-452.
1939. Rawat (B. L.). — Notes on the anatomy of *Naucoris cimicoïdes*. *Zool. Jahrb Anat.*, **65**, 535-600.
1939. Rehm (E.). — Die Innervation der inneren Organe von *Apis mellifica*. Zugleich ein Beitrag zur Frage des sog. sympathischen Nervensystems der Insekten. *Z. Morph. Okol. Tiere*, **36**, 89-122.
1932. Rio-Hortega (P. del). — Pineal gland. In *Cytology and cellular path. of the nervous system*, de Penfield, New-York, vol. **2**, 635-703.
1937. Roonwal (M. L.). — Studies on the embryology of the african migratory locust, *Locusta migratoria*. *Phil. trans. r. Soc. London*, **227**, 175-244.
1934. Roussy (G) et Mosinger (M.). — Processus de sécrétion neuronale dans les noyaux végétatifs de l'hypothalamus chez l'homme. La « neuricrinie ». *C. R. Soc. Biol.*, **115**, 1143.

1937. — Neurocrinie, neuricrinie et transmission humorale des excitations nerveuses. *Presse médicale*, nº 66, 18 août 1937.
1941. — Les glandes neuricrines de l'encéphale. *Revue neurologique*, **73**, 521-546.
1946. — *Traité de Neuro-endocrinologie*, Masson, Paris.
1934. Sans Ibanez (J.). — Sur les éléments nerveux de la neuro-hypophyse. *Trab. lab. rech. biol. Madrid*, **29**, 135-151.
1937. Scharrer (B.). — Ueber sekretorischtätige Nervenzellen bei wirbellosen Tieren. *Naturwiss.*, 25.
1946. — The role of the *Corpora allata* in the development of *Leucophæa maderæ* (Orthop.). *Endocrinology*, **38**, 35-45.
1946. — The relationship between *Corpora allata* and reproduction organe in adult of *Leucophæa maderæ* (Orthop.). *Id.*, 46-55.
1938. Scharrer (B.) et Hadorn (E.). — The structure of the ring glands (*corpus allatum*) in normal and lethal larvæ of *Drosophila melanogaster*. *Proc. nat. Acad. Sc.*, **24**, 236-242.
1933. Scharrer (E.). — Ueber neurokrine Organe der Wirbeltiere. *Verh. Deutsch. Zool. Ges.* Leipzig, **35**, 217-220.
1936. — Vergleichende Untersuchungen über der Zentralen Anteile des vegetative Systems. *Z. Anat. Entw.*, **106**, 169-192.
1937. Scharrer (E. et B.). — Ueber Drüsen-nervenzellen und neurosekretorische Organ bei Wirbellosen und Wirbeltieren. *Biol. Rev. Cambridge*, **12**, 185-216.
1941. — Neurosecretion. I. *Fundulus heteroclitus*. II. Cockroaches. III. The cerebral organ of the Nemerteans. *J. comp. neurol.*, **74**, 81, 93 et 109.
1938. Schrader (K.). — Untersuchungen über die normalentwicklung des Gehirns und Gehirntransplantationen bei der Mehlmotte *Ephestia Kühniella*, nebst einigen Bemerkungen über das *Corpus allatum*. *Biol. Zentralbl.*, **58**, 52-90.
1936. Sellke (K.). — Biologische und morphologische Studien an schädlichen Wiesenschnaken (*Tipulidæ*, Dipt.). *Zeitsch. wiss. Zool.*, **148**, 465-555.
1937. Sharif (M.). — On the internal Anatomy of the larva of the rat flea *Nosopsyllus fasciatus*. *Philos. Trans. Roy. Soc. London* (B), **227**, 466-538.
1899. Sinety (R. de). — Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal et les organes génitaux des Phasmides. *Bull. Soc. ent. France*, 317-319.
1901. — Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. *La Cellule*, **19**, 118-278.
1939. Starcke (A.). — Le faisceau des ocelles et la fonction qu'il nous suggère, avec un appendice sur l'antenne larvale des fourmis. *Tidjsch. Ent. Amsterdam*, **82**, XIX-XXVII.
1943. Stöwe (E.). — Der Kopf von *Trimenopon jenningsi* Kellogg und Paine (Mallophage). *Zool. Jahr. Anat.*, **68**, 177-226.
1828. Straus-Durckheim (H.). — *Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés*, Paris.
1913. Strindberg (H.). — Embryologische Studien an Insekten. *Zeits wiss. Zool.*, **106**, 1-227.
1920. Swaine (J. M.). — The Nervous system of the larva of *Sthenopis thule*. *Canad. Entom.*, **52**, 275-283.
1940. Thomsen (E.). — Relation between *Corpus allatum* and ovaries in adult flies. *Nature*, **145**, 28-29.
1941. — Ringdrüse und *Corpus allatum* bei Musciden. *Naturwiss.*, **29**, 605-606.
1942. — An experimental and anatomical study of the *corpus allatum* in the blow-fly *Calliphora erythrocephala* Meig. *Vid. medd. f. Dansk. natur. for.*, **106**, 405 p.
1943. Thomsen (M.). — Effects of *corpus cardiacum* and other Insect organes on the colour change of the Shrimp *Leander adspersus*. *Det Kgl. Danske Vid. Sels., Biol. medd.*, **19**, 38 p.
1921. Thompson (W. R.). — Recherches sur les diptères parasites. I. Les larves des *Sarcophagidæ*. *Bull. Biol.*, **54**, 314-463.

1936. Thore. — Cephalopodstudien. I. Beitrage zur Kenntniss der sog. Weissen Körper nebst Mitteilung ueber ein neues Organ bei *Octopus vulgaris*. *Kungl. Fysiogr. Sallsk. Lund Förh.*, **6**.
1940. Vandel (M. A.). — Déterminisme de la mue et des métamorphoses chez les Insectes. *Rev. gén. sc.*, **51**, 60-69.
1935. Varrichio (P.). — Note sulla morfologia e lo sviluppo post-embrionali della *Dolichopoda palpata*. *Mus. zool. Un. Napoli*, N. S., **6**, 20 p.
1940. Vogt (M.). — Die Förderung der Eireifung innerhalb heteroplastisch transplantierter Ovarien von *Drosophila* durch die gleichzeitige Implantation der arteigenen Ringdrüse. *Biol. Zbl.*, **60**.
1940. — Zur Ursache der unterschiedlichen gonadrotropen Wirkung des Ringdrüse von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. *Roux, Arch. Entw.*, **140**.
1941. — Weiterer Beitrag zur Ursache der unterschiedlichen gonadotropen Wirkung des Ringdrüse von *Drosophila funebris* und *Drosophila melanogaster*. *Naturw.*, **29**.
1941. — Anatomie der pupalen *Drosophila* Ringdrüse und ihre mutmassliche Bedeutung als imaginales Metamorphosezentrum. *Biol. Zentr.*, **61**, 148-158.
1941. — Zur Artspezifität der Ringdrüsenwirkung auf die Dotterbildung und die imaginale Differenzierung bei Drosophilarten. *Id.*, **61**, 242-252.
1941. — Bemerkung zum *Corpus allatum* von *Drosophila*. *Naturwiss.*, **29**, 725-726.
1942. — Die « Puparisierung » als Ringdrüsenwirkung. *Biol. Zentr.*, **62**, 149-154.
1942. — Weiteres zur Frage der Artspezifität gonadotroper Hormone. Untersuchungen an *Drosophila*-Arten. *Roux' Arch. Entw.*, **141**, 424-454.
1942. — Induktion von Metamorphoseprozessen durch implantierte Ringdrüsen bei *Drosophila*. *Roux' Arch. Entw.*, **142**, 131-182.
1942. — Zur hormonalen Bedeutung des *Drosophila*. Gehirnes und seines hormonal bedingten imaginalen Entwicklung. *Naturwiss.*, **30**, 470-471.
1942. — Ein drittes Organ in des larvalen Ringdrüse von *Drosophila*. *Naturw.*, **30**, 66-67.
1943. — Hormonale Auslösung früher Entwicklung prozesse in den Augenantennen-anlagen von *Drosophila*. *Id.*, **31**, 200-201.
1943. — Zur Kenntniss der larvalen und pupalen *Corpus allatum* von *Calliphora*. *Biol. Zentr.*, **63**, 56-71.
1943. — Zur Produktion und Bedeutung metamorphosefördernder Hormone während der Larvenentwicklung von *Drosophila*. *Biol. Zentr.*, **63**, 395 446.
1944. — Zur hormonalen Förderung « imaginaler Differenzierungsprozesse » bei *Drosophila*. *Naturw.*, **32**, 37-39.
1944. — Beitrag zur Determination der Imaginalscheiben bie *Drosophila*. *Id.*, **32**, 39-40.
1938. Weber (H.). — Beiträge zur Kenntniss der Ueberordnung Psocoïdea. I. Die Labialdrüsen der Copeognathen. *Zool. Jahrb. Anat.*, **64**, 243-286.
1936. Weed-Pfeiffer (I.). — Removal of *corpora allata* on egg production on the grasshopper *Melanoplus differentialis*. *Proc. Soc. exp. biol. med.*, **34**, 883-885.
1936. — Experimental study of moulting in the grasshopper *Melanoplus*. *Id.*, **34**, 885 886.
1939. — Experimental study of the function of the *corpora allata* in the grasshopper *Metanoplus differentialis*. *J. exp. Zool.*, **82**, 439-461.
1864. Weismann (A.). — Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. *Zeitsch. wiss. Zool.*, **14**, 187-336.
1935. Weyer. — Ueber drüsenartige Nervenzellen im Gehirn des Honigbiene, *Apis mellifica*. *Zool. Anz.*, **112**, 137-141.
1934. Wigglesworth (V. B.). — The Physiology of Ecdysis in *Rhodnius prolixus*. Factors controlling Moulting and Metamorphosis. *Quart. J. Microc. Sc.*, **77**, 191-222.

1935. — Fonctions of the *corpus allatum* of Insects. *Nature*, **136**, 338-339.
1936. — The Function of the *corpus allatum* in the growth and reproduction of *Rhodnius prolixus*. *Quart. J. micr. sc.*, **79**, 91-120.
1900. Willem (V.). — Recherches sur les Collemboles et les Thysanoures. *Mém. Acad. R. Belge*, **58**, 1-144.
1923. Wu (Ch. F.). — Morphology, anatomy and ethology of *Nemoura*. *Bull. Lloyd Librairy*, entomol. series, nº 3, 51 p.
1929. — The nervous system of the white grub (the larve of *Osmoderma socialis*). *Lingnan Sc. J.*, **7**, 651-694.
1936. Yokoyama (I.). — Histological observations on a non-moulting strain of Silkworm. *Proc. ent. Soc. London*, (A), **11**, 35-44.
1936. Young (J. Z.). — The giant nerve fibres and epistellar body of Cephalopods. *Quart. J. micr. sc.*, **78**, 367-386.
1944. Zee (H. C.) et Pai (S.). — *Corpus allatum* and *corpus cardiacum* in *Chironomus* sp. *Amer. nat.*, **78**, 472-477.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE COMPLÉMENTAIRE

Depuis la rédaction de ce mémoire (février 1947), nous avons pu prendre connaissance des publications suivantes :

1947. Bounhiol (J. J.). — Endocrinologie de la métamorphose des Lépidoptères. *Conférence intern. sur l'endocrinologie des Arthropodes*. Paris, juin 1947.
1947. Cazal (P.). — Les glandes endocrines rétrocérébrales des Insectes. *Idem*.
1948. Ehnbom (K.). — Studies on the central and sympathetic nervous system and some sense organs in the head of neuropteroïds insects. *Opuscula entomologica*, Lund, suppl. VIII, 162 pages.
1947. Geigy (R.). — Étude expérimentale de la métamorphose de *Sialis lutaria*. *Conférence intern. sur l'endocrinologie des Arthropodes*. Paris, juin 1947.
1947. Grenier (P.). — Cerveau et glandes endocrines rétrocérébrales chez la larve de *Sinulium ornatum*. *Acad. Sciences*, 1er décembre 1947.
1947. Hanström (B.). — The brain, the sense organs and the incretory organs of the head in the Crustacia malacostracea. *Lunds Univ. Arsk.*, **43**, 44 p.
1947. Joly (P.). — Les hormones sexuelles des insectes. *Conférence intern. sur l'endocrinologie des Arthropodes*. Paris, juin 1947.
1941. Nyst (R. H.). — Contribution à l'étude de l'hormone nymphogène. *Ann. Soc. royale Zool. Belg.*, **72**, 74-104.
1947. Palm (N. B.). — Notes on the structure of the Corpora allata in Gryllotalpa. *Kungl. fysiogr. Sällsk.*, **17**, 11 p.
1948. — Normal and pathological histology of the ovaries in Bombus. *Opuscula entomol.*, suppl. VII.
1944. Pesson (P.). — Contribution à l'étude morphologique et fonctionnement de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. *Monographie du Centre national de recherches agronomiques*.
1941. Scharrer (B.). — Endocrines in Invertebrates. *Phys. reviews*, **21**, 383-409.
1941. — Neurosecretion. IV. Central nervous system of *Limulus*. *Biol. Bull.*, **81**, 96-104.
1944. Scharrer (B.) et Scharrer (E.). — Neurosecretion. IV. Comparison between the intercerebralis-cardiacum-allatum system of the Vertebrates. *Biol. Bull.*, **87**, 242-251.
1945. Scharrer (E.) et Scharrer (B.). — Neurosecretion. *Phys. reviews*, **25**, 171-181.
1947. Thomsen (E.). — The gonadotropic hormones in the Diptera. *Conf. intern. endocr. Arthropodes*, Paris, juin 1947.
1948. — Effect of removal of neurosecretory cells in the brain of adult *Calliphora*. *Nature*, **161**, 439-440.
1943. Vogt (M.). — Zur Produktion gonadotropen Hormones durch Ringdrüsen des ersten Larvenstadiums bei *Drosophila*. *Biol. Zbl.*, **63**, 467-470.

1946. — Inhibitory effects of the Corpora cardiaca and of the corpus allatum in *Drosophila*. *Nature*, **157**, 512-513.
1940. Wigglesworth (V. B.). — The determination of characters at metamorphosis in *Rhodnius*. *J. exp. Biol.*, **17**, 201-222.
1947. — Le contrôle hormonal de la mue et de la métamorphose chez les insectes. *Conf. intern. endocr. Arthropodes*, Paris, juin 1947.
1946. Williams (C. M.). — Physiology of insect diapause : the role of the brain in the production and termination of pupal dormancy in the giant silkworm *Platysamia cecropia*. *Biol. Bull.*, **90**, 234-243.
1947. — The endocrinology of diapause. *Conf. intern. endocr. Arthropodes*, Paris, juin 1947.
1947. — Physiology of insect diapause. II. *Biol. Bull.*, **93**, 89-98.
1948. — Physiology of insect diapause. III. *Biol. Bull.*, **94**, 60-65.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Variations physiologiques et incitations expérimentales du système histiocytaire

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 Février 1947.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

JEAN CABANNES.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

DÉPÔT LÉGAL : 1948, 4e TRIMESTRE, N° D'ORDRE 1.
BARNÉOUD FRÈRES ET Cie, IMPRIMEURS (31.0566). LAVAL. — N° 950. — 10-1948.